1938 N 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ
МАТЕМАТИЧЕСКИХ
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

CLASSE DES SCIENCES
MATHÉMATIQUES
ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 3

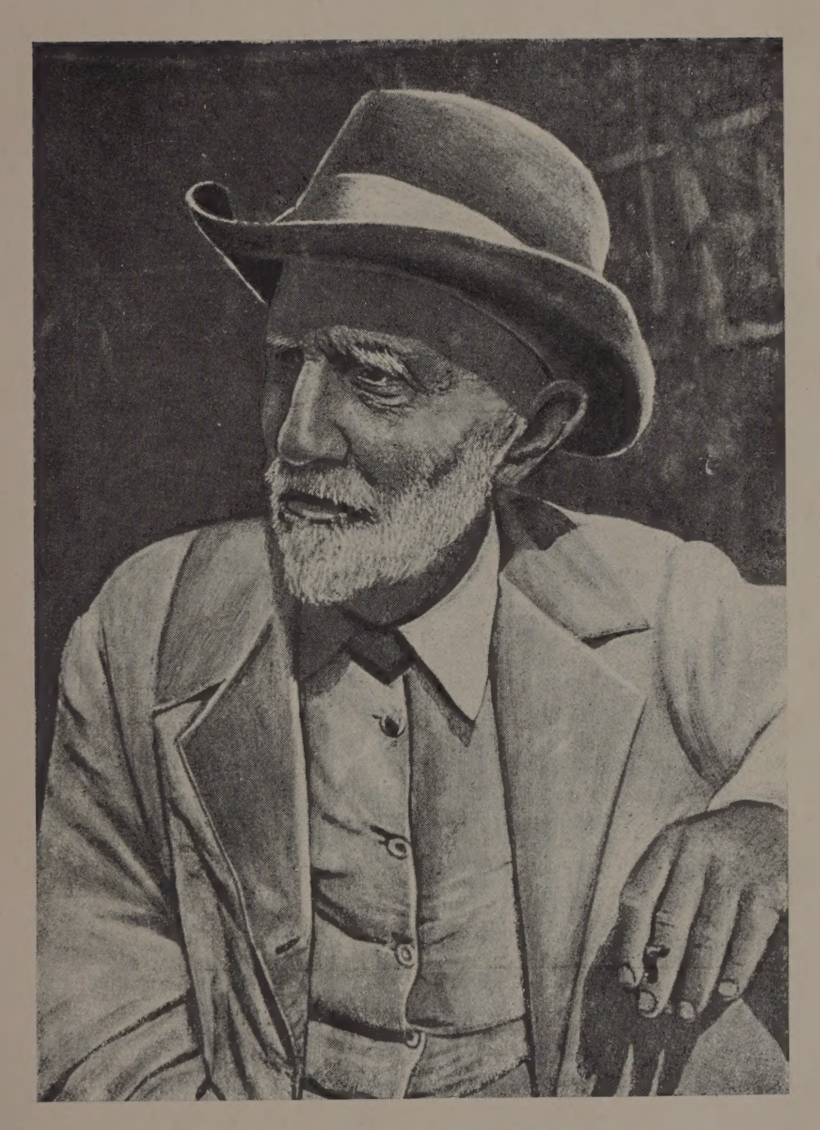
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1938

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
академик А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер

Редактор серии Н. И. Малаховский

ПРИМЕЧАНИЕ. В виду обширности материала, доложенного на Совещании по межвидовой и межродовой гибридизации, состоявшемся 1—4 февраля с. г. при Академии Наук СССР, и невозможности напечатать его в одном номере биологической серии Известий ОМЕН, в № 3 помещена часть растениеводческая. Доклады по животноводству и резолюции Совещания печатаются в следующем номере (4) этого же журнала.



ИВАН ВЛАДИМИРОВИЧ МИЧУРИН

ИОЗЕФ — ГОТЛИБ КЁЛЬРЕЙТЕР

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. И. ВАВИЛОВ

ЗНАЧЕНИЕ МЕЖВИДОВОЙ И МЕЖРОДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ[1]

В этой статье автор дает критический обзор применения межвидовой и межродовой гибридизации в растениеводстве по всем группам культурных растений и в животноводстве; им указываются главнейшие практические достижения за весь период применения отдаленной гибридизации в селекции; перечислены трудности применения отдаленной гибридизации в отношении растений, размножающихся семенами; установленная за последние годы возможность преодоления бесплодия путем удвоения хромосом (амфидиплоидия) открыла новые пути в селекции.

Кратко автор затрагивает также применение межвидовой гибридизации в животноводстве. В заключение автор рассматривает явления межвидовой и межродовой гибридизации в отношении эволюции, указывая на весьма ограниченную роль их в применении к животным. Большее значение, но все же ограниченное, отдаленная гибридизация имеет в применении к растительным организмам.

Критически рассматриваются воззрения Лотси на гибридизацию как основной и единственный фактор эволюции. В заключение, останавливаясь на специфике практического применения межвидовой и межродовой гибридизации и в особенности на использовании явлений амфидиплоидии, автор считает одной из важнейших задач ближайшего времени разработку методов селекционного освоения амфидиплоидов и трехгеномных гибридов, а также правильный подбор исходных видовых и сортовых компонентов для гибридизации.

180 лет тому назад в Санкт-Петербурге на Васильевском острове, в тогдашнем Ботаническом саду Академии Наук 26-летний адъюнкт Иозеф Готлиб Кёльрейтер, приглашенный из Германии, приступил к своим замечательным опытам гибридизации растений и получил гибрид между махоркой (*Nicotiana rustica*) и метельчатым табаком (*N. paniculata*).

В 1759 г., повидимому, по его инициативе, Петербургская Академия объявила премию за работу о поле у растений, присужденную в 1760 г. знаменитому Линнею за сочинение, в котором он описывает ряд межвидовых гибридов у растений.

Вернувшись в Германию в 1761 г., Кёльрейтер продолжал здесь свои опыты, опубликовывая их главным образом в «Актах Санкт-Петербургской Академии Наук», которая охотно предоставляла ему возможность печатать его работы. В 1765 г. наша Академия Наук

[1] Доклад на совещании по межвидовой и межродовой гибридизации при Академии Наук СССР 1 февраля 1938 г.

избирает его своим почетным членом, с денежным вознаграждением[1].

Уже в своих многочисленных трудах, поражающих и по сей день своей точностью и широким кругозором, Кёльрейтер учитывал практическое значение межвидовой гибридизации и опубликовал в «Трудах Вольного Экономического Общества» специальное «Уведомление о разведении табака с красными цветами и описание оного»,— предложение об использовании межвидового гибрида.

Со всей ясностью он предвидел возможность использования гибридизации в плодоводстве.

Исследования Кёльрейтера совпадают с периодом вскрытия огромных видовых богатств растительного и животного мира. Великие географические открытия XVI и XVII вв. привели к установлению новых флор и фаун. В опытах Кёльрейтера можно, по существу, видеть первые научные попытки реконструкции существующих в природе видов и разновидностей путем соединения их свойств.

Почти одновременно с Кёльрейтером в 1780 г. другой член нашей Академии — акад. Паллас — в своем интересном мемуаре (20) «Об изменчивости животных», опубликованном также в «Актах Санкт-Петербургской Академии Наук» в 1784 г., высказывает соображения о большом значении межвидовой и междурасовой гибридизации в происхождении пород домашних животных, в особенности собак, коз и птиц.

Широкие помыслы Кёльрейтера попали на мало подготовленную почву. Даже великий Гёте в конце своей жизни под влиянием легкомысленной критики Шельвера и Геншеля начинает сомневаться в существовании пола у растений, хотя экспериментальные исследования Гертнера, Нодэна и др. подтвердили полностью правильность выводов Кёльрейтера (3).

Дарвин в его «Происхождении видов» и «Изменчивости животных и растений» уделил особое внимание причинам бесплодия межвидовых гибридов и констатировал отсутствие резкого обособления видов, наличие переходов у межвидовых гибридов от полного бесплодия и нескрещиваемости до полной плодовитости. Он высоко оценил работы Кёльрейтера, но, в отличие от Палласа, придавал ограниченное значение гибридизации в эволюции организмов.

Могучее развитие растениеводства во второй половине XIX в., продвижение земледелия в новые более суровые районы вызывают повышенный интерес к практическому использованию межвидовой гибридизации. Найденные в природе в разных областях разнообразные дикие виды растений, устойчивые к болезням, к холоду и засухе, приводят к попыткам использования их путем гибридизации для улучшения европейских культурных сортов. Массовое распространение занесенной из Америки в Европу филлоксеры и грибных болезней — оидиум и мильдью — на европейских сортах винограда приводит к широкому применению гибридизации европейской лозы с иммунными американскими видами лоз. Страшная эпидемия картофельной болезни в Ирландии и картофельный голод, вызвавшие эмиграцию ирландского населения в Америку, поставили на очередь изыскание видов картофеля, иммунных к заболеваниям, и использо-

[1] В начале 200 руб. в год, позднее 300 руб. Как признает сам Кёльрейтер в своих письмах, это дало ему возможность продолжать исследовательскую работу в Германии. См. Е. В. Вульф, Иозеф Готлиб Кёльрейтер (1783—1806), «Труды Института истории науки и техники», сер. I, в. I, 1934.

вание их путем скрещивания. В Южную Америку отправляются первые экспедиции в поисках иммунных видов картофеля.

В конце XIX в. в Калифорнии Лютер Бербэнк начинает широко применять межвидовую гибридизацию в плодоводстве, за ним следует Ганзен в Южной Дакоте. К этому же времени относятся в нашей стране замечательные работы И. В. Мичурина. Для повышения холодостойкости европейских сортов плодовых в целях их осеверения, он впервые приступает к использованию путем скрещивания с культурными европейскими сортами стойких видов сибирской дикой яблони и китайки, дикой уссурийской груши, амурского винограда. В целях увеличения скрещиваемости отдаленных видов И. В. Мичурин применяет новые методы: посредников, вегетативного сближения, смешения пыльцы, уделяя большое внимание онтогенезу гибридов. Отметим также интересную работу акад. П. Ф. Кащенко в Сибири, в Томске по скрещиванию дикой сибирской яблони с культурными сортами.

Крупнейшие практические достижения в области применения межвидовой гибридизации XIX и начала XX вв. относятся прежде всего к растениям, размножающимся вегетативно.

1. На первое место по времени реализации крупных практических результатов межвидовой гибридизации обычно выдвигаются работы генетиков и селекционеров острова Явы, повысивших в 3 раза продукцию сахара путем скрещивания диких, иммунных к вирусным заболеваниям, видов сахарного тростника с культурными китайскими формами. Эти гибриды широко распространились в последние годы по всем тропическим странам. Огромный рост продукции тростникового сахара в последние десятилетия связан, в первую очередь, с достижениями межвидовой гибридизации. В 80-х гг. прошлого столетия культура сахарного тростника находилась на краю гибели, в связи с распространением вирусных болезней — сэре и мозаики. Малохромосомные виды дикого тростника (*Saccharum spontaneum* и *S. robustum*), распространенные в Южной Азии, оказались стойкими к вирусным заболеваниям. Цитогенетические исследования Брэмера наметили пути улучшения сахарного тростника путем гибридизации диких и культурных видов. Методом возвратных скрещиваний и дозировкой чисел хромосом удалось получить формы, сочетающие продуктивность и иммунитет к вирусным болезням — сэре и мозаике. Разработанные одновременно физиологические методы регулирования плодоношения путем соответствующей продолжительности дневного света позволили вызывать искусственное цветение у форм тростника, обычно не цветущих. Работы исключительного интереса ведутся в этом направлении в настоящее время в США под руководством д-ра Брандеса во Флориде и Луизиане ([10]). Одной из задач, поставленных американской селекцией, является скрещивание нашего среднеазиатского дикого раноцветущего холодостойкого сахарного тростника с культурными формами.

Род *Saccharum* отличается большой склонностью к гибридизации с другими родами, даже не входящими в ту же самую трибу. Венкатраману в Индии, в Коимбаторе (1932) удалось скрестить сахарный тростник с сорго. Гибриды отличаются высокой сахаристостью и скороспелостью. Наметились перспективы к продвижению сахарного тростника в северные районы с более коротким вегетационным периодом и, что особенно важно в условиях Индии, в более засушливые районы. Род *Saccharum* скрещивается также с родом

Erianthus, произрастающим в полупустынных условиях и широко распространенным в Средней Азии. В самое последнее время Венкатраману в Индии удалось получить настоящие гибриды культурного сахарного тростника с гигантским бамбуком *Bambusa arundinacea* (25). Нет никаких сомнений, что отдаленная гибридизация в этой группе сулит в дальнейшем открытия исключительного значения и, по мнению американцев, уже оправдала все затраты на генетические исследования.

2. Значительный интерес по разделу технических культур представляют полученные в последние годы гибриды земляной груши и подсолнечника, отличающиеся большой продуктивностью вегетативной силосной массы, превышающей топинамбур почти в 3 раза. Эти гибриды, полученные Майкопской станцией Всесоюзного института растениеводства (Н. А. Щибря), а в самое последнее время и другими станциями, характеризуются также сомкнутыми клубнями, что позволяет ввести их в севооборот. К тому же эти гибриды отличаются иммунитетом к ржавчине и значительным содержанием каучука в листьях (до 1%), а их сомкнутые клубни могут итти в качестве сырья для винокуренной промышленности. По существу это — новое продуктивное культурное растение, полученное в результате гибридизации.

3. Нахождение советскими исследователями в последние годы многих новых, неизвестных в прошлом науке, культурных и диких видов картофеля в Южной Америке и Мексике, в том числе иммунных к различным болезням, устойчивых к засухе и заморозкам, богатых белком и крахмалом, открыло новые возможности в улучшении нашего обыкновенного картофеля путем межвидовой гибридизации (1).

Гибридный сорт обыкновенного картофеля с диким мексиканским картофелем *Solanum demissum*, выведенный Институтом картофельного хозяйства, уже поступил на тысячи га колхозных полей. Ряд межвидовых гибридов картофеля заслуживает исключительного интереса в смысле холодостойкости и скороспелости в условиях крайнего севера. Последняя сессия Всесоюзной Академии с.-х. наук им. Ленина, посвященная селекции картофеля, признала метод межвидовой гибридизации наиболее перспективным в селекции картофеля.

4. Большое хозяйственное значение в последние десятилетия получили гибриды американских видов виноградной лозы, иммунные к филлоксере, оидиум и мильдью, с европейской лозой, занимающие ныне более 220 000 га на земном шаре, что соответствует приблизительно 2.5% всей площади, отведенной под культуру винограда. Особенно они распространены в Румынии, Югославии и Франции. В этих странах идет упорная работа по выведению иммунных межвидовых гибридов виноградных лоз. В нашей стране под этими гибридами было занято к концу 1937 г. около 24 000 га.

5. Широкое применение межвидовая гибридизация нашла в последние десятилетия в плодоводстве, в особенности в целях осеверения различных плодовых культур. В этой области особенно много сделал И. В. Мичурин. Укажем на гибриды европейских сортов яблони (*Malus pumila*) с китайкой (*M. prunifolia*) И. В. Мичурина, такие сорта, как Бельфлер-Китайка, Пепин Шафранный, Кандиль-Китайка и др., гибриды европейской яблони (*M. pumila*) с дикой сибирской яблоней (*M. baccata*) И. В. Мичурина (сорт Таежное), Кащенко и др., гибриды европейских сортов с дикими американскими видами яблони.

В Японии и США во влажных районах широко используются гибриды японской груши (*Pirus serotina*), иммунной к ряду бактериальных и грибных болезней, с европейской грушей (*P. communis*). Сюда относится группа сортов Киффера, Леконт и др. Мичуриным выведен ряд прекрасных сортов путем скрещивания дикой холодостойкой уссурийской груши (*P. ussuriensis*) с сортами европейской груши (*P. communis*), как Бере Зимняя Мичурина, и сортами американского селекционера Ганзена, как Минч, Толстой, Пушкин, Гоголь и др.

В широкой культуре в Европе встречаются гибриды вишни (*Cerasus vulgaris*) с черешней (*C. avium*). Так называемая группа вишней-черешней или маидюков распространена во многих садах. К ним относятся сорт Мичурина Красавица Севера и др., отличающиеся холодостойкостью.

Большое практическое значение получили межвидовые гибриды сливы (*Prunus Simonii*) с обыкновенной сливой (*P. salicina*). Ганзеном и Альдерманом получены сорта от скрещивания диких американских слив *Prunus americana* с *P. salicina*, отличающиеся засухоустойчивостью. Ганзеном выведены и введены в культуру гибриды *Prunus salicina* × *P. nigra*.

Интересны практически по урожайности, засухоустойчивости и скороспелости гибриды песчаной вишни *Cerasus Besseyi* со сливой *Prunus salicina*, выведенные Ганзеном и известные под названием Опата, Сапа и др. Мичуриным получены гибриды сливы (*P. insititia*) с терном (*P. spinosa*), известные под названиями Ренклод терновый, Реформа.

Отметим межродовые гибриды сливы (*Prunus salicina*) с абрикосом (*Armeniaca vulgaris*), известные под названием плэмкотов Бербэнка и других оригинаторов (сорт *Apex*, *Rutland*, *Bearer*, *Triumph* и др.). Укажем на известные гибриды вишни и черемухи, рябины и груши, полученные Мичуриным.

Огромное разнообразие видов в пределах родов плодовых растений и дивергенция их в эволюции по отдельным эколого-географическим областям, которым соответствуют виды, резко отличающиеся по физиологическим свойствам и иммунитету к болезням, открывают беспредельный простор для применения межвидовой гибридизации. Работами И. В. Мичурина, Ганзена и др. показана полная возможность сочетания свойств разных видов и даже родов.

6. В ягодоводстве наиболее крупными достижениями применения межвидовой гибридизации обычно считаются гибриды чилийской и североамериканской земляники, ставшие основой этой культуры как на всем земном шаре, так и в нашей стране. Последовательно в практическую селекцию начинают привлекаться и другие виды земляники. Получены гибриды клубники и земляники. Большой интерес представляют гибриды диких американских видов крыжовника, устойчивых к сферотеке, с лучшими крупноплодными сортами европейского крыжовника, как правило, сильно восприимчивого к сферотеке. Ряд сортов малины и ежевики, возделываемых в Америке и у нас, представляет собой результаты межвидовой гибридизации. Укажем на гибриды американского вида малин (*Rubus strigosus*) с европейскими видами (*R. vulgaris*). Сорта пурпуровой малины также получены от скрещивания европейского вида *Rubus occidentalis* с американским видом *R. strigosus*. Мичуриным получены гибриды актинидий (*Actinidia colomicta* × *A. arguta*).

7. В овощеводстве США в последнее время привлекают внимание гибриды восточноазиатского лука *Allium fistulosum* с обыкновенным луком *A. cepa* (9).

8. Исключительно велика роль отдаленной гибридизации в цветоводстве. Крупнейшие достижения европейского цветоводства связаны с широким применением межвидовой гибридизации. Особенно это наглядно видно на истории роз, в улучшении которых решающую роль сыграло привлечение к гибридизации с европейскими видами китайских видов розы. Широко применяется отдаленная гибридизация в селекции ирисов, гладиолусов, канн, гвоздики и, в особенности, лилий.

9. Уже Бербэнк обратил внимание на практическую значимость гетерозиса от скрещивания различных древесных пород и, в особенности, видов ореха. В этом направлении ведутся чрезвычайно интересные работы в Институте лесной генетики в Калифорнии и на других станциях США, кроме того, в Германии, а в последние годы и в СССР.

Некоторые межвидовые гибриды эвкалиптов, полученные Сухумским интродукционным питомником ВИР, отличаются разительной мощностью, быстротой развития и даже несколько повышенной холодостойкостью. Рядом американских и немецких станций поставлены задачи по выведению быстрорастущих гибридов ив, тополей.

Практическое значение приобрели следующие межвидовые гибриды ореха, отличающиеся могучим ростом и ранним плодоношением:

Juglans nigra × *J. regia* = сорт James Rivers

Juglans Hindsii × *J. regia* = сорт Парадокс Бербэнка

Juglans Hindsii × *J. nigra* = сорт Royal Бербэнка.

В Северной Америке получили значимость межвидовые гибриды ореха пекана *Carya pecan* × *C. cordiformis* и *C. pecan* × *C. laciniosa*. Большое внимание, в связи с борьбой с грибными и другими заболеваниями, в США имеют в настоящее время гибриды каштана: *Castanea mollissima* × *C. pumila* — C. Burbankii, *Castanea crenata* × *C. dentata* — C. Endicattii, *C. pumila* × *C. dentata* — C. Fleetii.

Все вышеизложенное касается растений, размножаемых преимущественно вегетативно.

Можно утверждать, что в отношении растений, размножаемых вегетативно, межвидовая и даже межродовая гибридизация, наряду с внутривидовой гибридизацией, стала основным методом селекции, а по ряду культур, как сахарный тростник, картофель, виноград, плодовые и ягодные, даже решающим методом.

Значительно труднее область применения отдаленной гибридизации для практических целей у растений, размножаемых семенами. Затруднения связаны с ненормальной конъюгацией хромосом, с обычным частичным бесплодием и всевозможными дисгармониями отдаленных гибридов, а также с обычной сцепленностью признаков в расщеплении и выявлением многих нежизненных форм, уступающих по продуктивности исходным родителям.

Попытки скрещивания разнохромосомных видов пшениц относятся еще к началу XIX в. и широко проводились в 60—70-х гг. Римпау в Германии и фирмой Вильморен во Франции, тем не менее они не дали значимых практических результатов. Сравнительно малые результаты получены и выдающимся австралийским селекционером

Фаррером, упорно пытавшимся создать продуктивные гибриды твердой и мягкой пшеницы с целью соединения иммунитета к ржавчине от твердой пшеницы с признаками мягких пшениц. Его гибриды оказались интересными, главным образом, по своей вегетативной массе и возделываются в увлажненных районах Австралии, преимущественно на зеленый корм или на сено.

Развернувшиеся цитогенетические исследования первых десятилетий XX в. привели сначала исследователей к пессимистическим выводам в отношении скрещивания видов, размножаемых семенами и отличающихся числом и качеством хромосом. Особенно резко это выражено в отношении пшеницы канадским цитогенетиком Томсоном в 1925 г., в его сравнении явлений конъюгации разнохромосомных видов в мейозисе с разрушением двух систем автомобилей и с последующей попыткой постройки автомобиля из разнообразных частей двух систем.

Настойчивость и упорство селекционеров, однако, преодолели трудности и показали значительно бо́льшую применимость отдаленной гибридизации для практики, чем это можно было предполагать ранее. Более обнадеживающими оказались и дальнейшие цитогенетические изыскания. В результате исследований выявлено наличие гомологичных хромосом не только в разных видах, но даже и в близких родах. Наряду с дисгармониями обнаружены гармоничные перегруппировки хромосом. И, наконец, в последнее десятилетие найден радикальный выход для преодоления бесплодия отдаленных гибридов в удвоении числа хромосом у бесплодных гибридов, особенно обстоятельно разработанный Г. Д. Карпеченко (1927).

10. Крупнейшим практическим достижением в этой области являются гибриды твердой и мягкой пшеницы, выведенные советскими и американскими селекционными станциями. Укажем на гибрид Саратовской станции — Саррубра, занимающий уже до миллиона гектаров. Если в данном гибриде так же, как и в одесских гибридах твердой и мягкой пшениц, все же преобладают свойства мягких пшениц, то в этом отношении еще бо́льший интерес представляют новые гибриды американской селекции. Первой победой на этом пути было получение Мак-Фадденом в Южной Дакоте гибридов мягкой пшеницы и русской двузернянки, отличающихся иммунитетом к стеблевой ржавчине и твердой головне, названных им «Надеждой» (Хооп) и Н-44. Гибриды эти вполне плодовиты и таким образом теоретически была решена важная задача ([18]). Однако, сортоиспытание показало недостаточную урожайность гибридных сортов Мак-Фаддена, и ныне его сорта используются, главным образом, для дальнейших скрещиваний. Также мало удачными оказались гибриды Хейса от скрещивания сорта мягкой пшеницы Маркиз с твердой пшеницей Юмилло, названные им Марквилло. Желтый цвет муки не позволил пустить Марквилло в широкое размножение.

Путем совместной работы американских генетиков, фитопатологов и технологов в самое последнее время удалось добиться крупных результатов,— выведения после 17 лет работы сорта Тэтчер. Этот сорт, поступивший на фермерские поля в 1934 г., представляет собой сложный гибрид: вышеуказанный гибридный сорт Марквилло (гибрид Маркиза с твердой пшеницей) скрещен вторично с гибридом озимой мягкой пшеницы Канред, скрещенной в свою очередь с Маркизом. Новый сорт, не уступая в нормальные годы по урожайности, каче-

ству зерна и другим ценным свойствам стандартному американскому сорту яровой пшеницы Маркиз, в ржавчинные годы, благодаря иммунитету к стеблевой ржавчине, резко превышает по урожайности Маркиз. Ныне этот сорт испытывается также и на советских полях.

11. Исключительный интерес представляют исследования Н. В. Цицина и дальнейшие работы Б. А. Вакара, Краснодарской (В. А. Хижняк) и Саратовской станций, выявившие возможность получения гибридов различных видов пшениц с видами пырея. В ряде видов пырея обнаружено большое число хромосом, гомологичных мягким и твердым пшеницам, что открывает новые горизонты в деле создания многолетней, иммунной к болезням пшеницы и радикальной переделки существующих видов пшениц. Обнаружена полная возможность получения самых разнообразных амфидиплоидов, сочетающих признаки разных видов пырея и пшениц с полной плодовитостью. Ряд многолетних амфидиплоидов с мелким зерном представляет новые ценные кормовые растения. Таким образом, поставлена задача коренного улучшения и переделки существующих сортов культурных растений путем широкого использования дикорастущей флоры (4). Полученные В. А. Хижняком пшенично-пырейные амфидиплоиды[1] от скрещивания твердой пшеницы с *Agropyrum intermedium* представляют, повидимому, новую ценную кормовую культуру, с многолетним кустом без корневища, с мелким зерном, пригодным для скармливания скоту и птице (6). Эти исследования ныне привлекают общее внимание и на данном участке можно ждать в ближайшее время крупных событий.

Гораздо более сложной оказалась поставленная Саратовской станцией проблема ржано-пшеничных гибридов, поскольку хромосомы ржи являются негомологичными видами пшеницы, как это показал особенно ясно Мюнцинг. Самое расщепление гибридов оказалось очень сложным. Подавляющее большинство плодовитых форм с хорошим зерном, отщепляющееся в результате гибридизации, оказалось мало отличающимся от нормальной пшеницы. Многие из так называемых ржано-пшеничных гибридов и в том числе введенные в культуру, по существу, представляют собой мягкую пшеницу, и нелегко установить, что собственно заимствовано от ржи. Настоящие гибридные формы, сочетающие свойства того и другого рода, в том числе и амфидиплоиды и новые формы, полученные в результате аутосиндеза В. Н. Лебедевым, практически пока оказались малоценными и могут быть использованы только для дальнейшей гибридизации.

Работы Вилльямсона в Аргентине, много лет посвятившего гибридизации пшениц и ржи, также, насколько нам удалось ознакомиться с ними в 1933 г. во время нашего путешествия по Аргентине и путем высева образцов, любезно присланных нам, не дали больших практических результатов. Интересные формы, выведенные Вилльямсоном, сочетающие свойства ржи и пшеницы, оказались мало продуктивными и трудно обмолачиваемыми. Зерно их мало удовлетворительно. Работа в этом направлении продолжается в Аргентине (1938).

Большой интерес представляют амфидиплоиды многолетней дикой ржи и твердой пшеницы, полученные А. И. Державиным, отличающиеся исключительной продуктивностью, устойчивостью к болезням

[1] Амфидиплоидами называются гибриды от скрещивания двух видов или родов с удвоенным числом хромосом того и другого родителя.

и многолетностью. По продуктивности и мощности эти замечательные растения значительно превосходят исходные формы. Как это обычно у многих амфидиплоидов, зерно этих гибридов отличается крупностью, резко превосходя родительские формы. Такое же увеличение зерна у амфидиплоидов было обнаружено О. Н. Сорокиной в ее опытах скрещивания видов *Aegilops* и пшеницы.

12. Мы находимся, повидимому, накануне решительного перелома в отношении взглядов на использование межвидовой гибридизации у хлопчатника. Опыт прошлых десятилетий дал в этом отношении очень мало. Даже гибриды равнохромосомных видов египетских хлопчатников и упландов, получавшиеся многократно в разных странах, несмотря на исключительный интерес к ним, до самого последнего времени не дали обнадеживающих результатов. Первое поколение гибридов очень продуктивно и характеризуется прекрасным волокном, но начиная со второго поколения выявляется множество дисгармоний, снижение продуктивности и чрезвычайно сложное расщепление, не давшее пока определенного ценного сорта. Гибриды старосветских и новосветских хлопчатников, как правило, являются бесплодными. Упорной работой последних лет, однако, добыты результаты, которые приводят к совершенно новому подходу в селекции хлопчатника. Работами Сковстэда на о-ве Тринидад ([22]) и других исследователей показана значительная вероятность происхождения новосветских культурных хлопчатников от сочетания 13-хромосомных (гаплоидное число) старосветских хлопчатников и 13-хромосомных диких новосветских хлопчатников, т. е. синтетическое возникновение видов от сочетания наборов хромосом двух разных видов. Установление Сковстэда подтвердилось новейшими работами Ф. М. Мауера, Сарана и Е. П. Раджабли в Азербайджанском институте хлопководства, получившими плодовитый гибрид от скрещивания американского хлопчатника *Gossypium barbadense* L. с *G. Thurberi* Tod, в свою очередь скрещенного с *G. arboreum* L.

Гибрид культурного американского хлопчатника с диким калифорнийским полупустынным видом *G. Thurberi* является бесплодным, однако при скрещивании с индийским хлопчатником он дает плодовитые сочетания. Таким образом, происхождение культурных американских хлопчатников, по всей вероятности, связано с гибридизацией старосветских и новосветских малохромосомных видов, с последующим удвоением хромосом у бесплодных гибридов. Гибрид Азербайджанского института, помимо плодовитости, имеет волокно до 45 мм, что открывает новые возможности сочетания, наряду с иммунитетом к болезням, засухоустойчивости и других качеств. Ф. М. Мауеру удалось получить амфидиплоиды от скрещивания азиатской гузы и древовидного хлопчатника, гузы и африканских видов.

Замечательно то, что амфидиплоиды хлопчатника, соединяющие свойства видов, имеют укрупненные семена, удлиненное волокно, соединяют в себе нередко свойства иммунитета к различным заболеваниям, а некоторые из них отличаются скороспелостью.

Таким образом, повидимому, открываются новые горизонты в радикальной переделке хлопчатника. Большой интерес представляют гибриды, в которых одним из родителей является дикий гавайский хлопчатник — *Gossypium tomentosum*, устойчивый к засухе и стойкий к хлопковому клещику, благодаря густой опушенности листьев. Гибрид этого вида с си-айландом дает волокно, по качеству близкое к египетскому хлопчатнику, и к тому же устойчив к болез-

ням. В настоящее время он используется для дальнейшей селекции. Харландом разработан метод переноса отдельных свойств от вида к виду путем повторных возвратных скрещиваний.

Практически, насколько нам известно, пока используются выведенные недавно в Индии гибриды азиатской гузы и древовидного индийского хлопчатника; но события, происходящие на наших глазах в области цитогенетики, возможно, знаменуют собой новые пути в селекции хлопчатников.

13. Отметим межвидовые гибриды овса, соединяющие свойства обыкновенных европейских сортов *Avena sativa* с средиземноморским видом *A. byzantina*. Эти гибриды отличаются иммунитетом к корончатой ржавчине и головне.

14. Огромное практическое применение нашли гибриды желтой (*Medicago falcata*) и синей (*M. sativa*) люцерны, отличающиеся большой продуктивностью и выносливостью в суровых условиях. Для кормовых злаков практическое значение имеют гибриды *Lolium perenne* × *L. italicum* и обратно; заслуживают внимания также гибриды *Lolium italicum* × *L. rigidum* и обратные скрещивания, отличающиеся многолетностью и зимостойкостью; интересны также гибриды *Phalaris arundinacea* × *P. bulbosa* для полупустынных условий. Повидимому, интересны гибриды овсяниц *Festuca pratensis* × *F. gigantea* вследствие их устойчивости к ржавчине ([24]).

Этих фактов достаточно, чтобы судить о практической значимости раздела отдаленной гибридизации в растениеводстве.

Основным методом селекции растений, размножающихся семенами, в настоящее время является внутривидовая гибридизация, которая и должна быть в первую очередь использована селекционером. Однако уже фактически для ряда культур, в том числе для хлебных злаков и хлопчатника, и межвидовая и даже межродовая гибридизация не могут быть обойдены практическим селекционером.

---

15. В животноводстве большое хозяйственное значение уже с давних времен имеет использование мощности и выносливости гибридов первого поколения: мулов, яков и рогатого скота, одногорбого и двугорбого верблюдов, в Южной Америке — лам и альпак, альпак и викуний. Намечается использование первого поколения межвидовых гибридов в рыбоводстве, например, от скрещивания карпа и сазана. Легкость искусственного скрещивания рыб, так же как и сравнительная легкость гибридизации разных видов, открывает возможности, пока еще совершенно не использованные.

16. Современные скороспелые европейские и американские породы свиней созданы в результате гибридизации китайского и европейского видов.

Практически, в особенности в последние десятилетия, в странах северной Африки, в южных районах США широко используется гибридизация устойчивого к пироплазмозу зебу с домашним рогатым скотом, нашедшая также применение у нас в Ленкорани и Туркмении. Повидимому, интерес сможет представить гибридизация различных видов и родов рогатого скота, распространенных в различных областях южной Азии, как бантенга, гаяла.

Вся практическая значимость отдаленной гибридизации заключается в возможности соединения свойств видов, резко разошед-

шихся в эволюции, подвергшихся дивергенции. Физиологические и иммунологические исследования видов растительных ресурсов вскрыли в последние годы ценные специфические особенности отдельных видов и ставят большие задачи перед селекцией в смысле соединения свойств разных видов. Новейшие цитогенетические открытия, позволяющие восстанавливать плодовитость межвидовых и межродовых гибридов путем удвоения хромосом, открывают новую эру перед исследователем. Метод Иоргенсена (Jфrgensen), способствующий путем надрезов образованию тетраплоидных побегов, и еще в большей мере метод Рандольфа позволяют искусственно получать полиплоиды и амфидиплоиды. Замечательное открытие, сделанное в последние месяцы Блексли (Blackeslee), нашедшим новый простой действенный способ искусственного удвоения хромосом при помощи обработки семян в растворе алкалоида колхицина, делает этот раздел еще более значимым и увлекательным. В этом отношении представляет большой интерес аценафтен, предложенный А. А. Шмуком для получения полиплоидов у растений. В свете новейших цитогенетических открытий перспективы практического применения отдаленной гибридизации в растениеводстве становятся исключительно значимыми и заманчивыми. Весьма вероятно, что в ближайшие годы мы будем свидетелями крупных событий по этому разделу.

Каково эволюционное значение межвидовой гибридизации? Этот вопрос на протяжении почти двух веков интересует биологов.

Естественная гибридизация растений широко распространена в природе. Уже Линней и его ученики описывали межвидовые гибриды растений. Роды ивы, тополя, роз, *Verbascum*, *Rubus*, акаций; из злаков — роды костра, овсяницы, райграса, пырея, полевицы — особенно склонны к естественной гибридизации. Австрийский ботаник Кернер обнаружил около 1 000 межвидовых гибридов растений в природе. Этому вопросу посвящена диссертация И. Шмальгаузена «О растительных помесях», опубликованная в 1874 г. на основе исследования петербургской флоры. Большое количество естественных гибридов описано для флоры Средней Азии и Кавказа М. Г. Поповым, Н. А. Троицким, А. А. Гросгеймом и другими исследователями. Ullman ([24]) в полезной сводке дает перечень известных естественных межвидовых и межродовых гибридов кормовых злаков, насчитывая их 74, помимо 64, полученных искуственно. Allan ([7]) насчитал в Ново-Зеландской флоре до 330 межвидовых гибридов. Из них 240 выявляют большое разнообразие и 62 сравнительно однородны. Последние обычно стерильны и в некоторых случаях представляют собой амфидиплоиды. В новейшей работе (1934) Cockayne и Allan дают списки 440 групп межвидовых гибридов для флоры Новой Зеландии, принадлежащих к 43 семействам и 73 родам, включающих 416 видов, или 20% всей флоры; 12 родов оказались особенно богатыми гибридами ([11]). Lotsy и Goddijn описали 43 межвидовых гибрида для Южной Африки. Исследования Джефрея (Jeffrey) в США показали, что многие из существующих видов растений характеризуются наличием большого количества стерильной пыльцы, что, по его мнению, указывает на их гибридную природу.

Известен ряд естественных межродовых гибридов. Укажем частые гибриды родов *Aegilops* и *Triticum*, в огромном количестве найденные в Средней Азии Г. М. Поповой. Мы встретились с анало-

гичным явлением в Сицилии. Известны гибриды *Lolium multiflorum* × *Festuca gigantea*, *Lolium perenne* × *Festuca gigantea*, *Festuca pratensis* × *Lolium multiflorum*, *Festuca rubra* × *Lolium perenne*. Возвратные скрещивания этих гибридов с родительскими видами дают нередко частично плодовитые формы. Также указываются гибриды *Glyceria fluitans* × *Lolium perenne*, *Agropyrum repens* × *Hordeum nodosum*, *Lolium perenne* × *Avena elatior*. Ряд систематиков поднимает вопрос о переводе рода *Lolium* из трибы *Hordeae* в трибу *Festucae* ([8]) за его легкую скрещиваемость с *Festuca*. Ботаникам-систематикам со времен Линнея приходится постоянно учитывать роль отдаленной гибридизации.

Многочисленные указания на широкую распространенность естественных межвидовых гибридов животных имеются в особенности для птиц, рыб, иглокожих и амфибий. Однако, вследствие обычного бесплодия и крайне редкого явления полиплоидии, эволюционное значение отдаленной гибридизации у животных весьма ограничено, на что указывал еще Дарвин в своей критике положений Палласа. Новейшие исследователи, как Федерлей, особенно много работавший по межвидовой гибридизации насекомых и первый выяснивший поведение хромосом у гибридов животных при межвидовой гибридизации, приходят к выводу об ограниченности роли межвидовой гибридизации в эволюции у животных ([12]). Мощность гибридов первого поколения Федерлей объясняет тем, что целые геномы (наборы хромосом) со стороны видов приходят неразрушенными и составляют гармоничную систему.

Представителем крайнего воззрения на гибридизацию, в том числе и на межвидовую, как на важнейший фактор эволюции является голландский ботаник Лотси. В своих книгах «Эволюция путем гибридизации» (1916) ([14]) и «Эволюция в свете гибридизации» (1926) ([16]) и во многих статьях, опубликованных им, начиная с 1911 и по 1931 г., он отодвигает все остальные факторы формообразования и сводит эволюцию в основном к результатам гибридизации. «Скрещивание,— пишет он (1916), — есть причина происхождения новых типов, наследственность их сохраняет, отбор не создает их, как предполагали раньше, а приводит к их вымиранию» (Эволюция путем гибридизации, стр. 134). Исследуя происхождение культурных растений и домашних животных, Лотси приходит к выводу об исключительной роли гибридизации в происхождении пород. Он пишет: «Наши одомашненные растения и животные являются результатом изоляции гетерозигот, взятых из природы и подвергшихся дальнейшему отбору и изоляции рецессивов или являющихся результатом скрещивания с последующим расщеплением и отбором желаемых отщепенцев» (ibid, стр. 113).

Не менее решительно он пишет в 1926 г.: «По моему мнению, гибридизация, вызывающая многообразие и элиминацию, сокращающую это разнообразие, таковы единственные принципы, необходимые для возникновения групп, называемых систематиками видами» (стр. 457). Под элиминацией он разумеет устранение неприспособленных форм.

Идеи Лотси не нашли многих последователей. Мы вспоминаем интересное собрание знаменитого Линнеевского общества в Лондоне в феврале 1914 г., на котором нам пришлось присутствовать; на нем Лотси выступил с докладом «Об эволюции видов на основе гибридизации». В 1859 г. в том же обществе Гукер и Лайэль прочитали записки Дарвина и Уоллеса «О происхождении видов путем

естественного отбора». На докладе Лотси председательствовал зоолог Поультон — известный дарвинист. Слабой защитой прозвучало выступление Филиппа Вильморена, друга Лотси, — французского селекционера, приведшего ряд фактов, иллюстрирующих роль гибридизации в цветоводстве. Бэтсон, Рей Ланкастер, сын Чарльза Дарвина — физиолог Фрэнсис Дарвин, Хэрст, Саундерс, сам председатель Поультон — встретили, несмотря на английский этикет, весьма спектически доклад Лотси. Ни в среде многочисленных зоологов и ботаников, ни среди генетиков не нашлось ни одного голоса в защиту Лотси. В иронической форме Поультон и Бэтсон отметили только смелость докладчика, решившегося на новый вариант эволюционного учения со столь малым фактическим материалом.

Выводы Лотси опровергаются прежде всего широким распространением явлений мутационной изменчивости, выявляющейся как в мелких физиологических изменениях, так нередко и в крупных различиях. Последние обнаружены в последнее время в значительном числе, в особенности в связи с изучением явлений полиплоидии в растительном мире. Приходится удивляться тому, как легко Лотси разделывается с бесчисленным множеством мутаций, установленных экспериментально и в природе у дрозофилы. Десятки тысяч точно установленных вегетативных мутаций у самых различных растений, казалось бы, достаточно свидетельствуют о широкой распространенности мутаций, помимо гибридизации. Поскольку они мешают концепции Лотси, он смело и решительно отводит их. Это еще могло быть понятно в отношении его книги «Эволюция путем гибридизации», опубликованной в 1916 г., когда выяснилось, что *Oenothera lamarckiana*, на которой де-Фриз построил в значительной степени мутационную теорию, оказалась сложной гетерозиготой. Но после этого было установлено бесчисленное количество бесспорных мутационных изменений, наследственных хромосомальных аберраций, огромное количество вегетативных мутаций, проведены обширные исследования на дрозофиле, и мутационная теория получила новое фактическое экспериментальное обоснование.

Увлеченный своей идеей, Лотси обходит монотипные виды растений и животных, представленные одним видом в роде и выявляющие, тем не менее, огромную изменчивость. Между тем, как показывал еще Дарвин на примере одомашненных голубей, именно в этих случаях особенно наглядна огромная роль наследственных изменений без участия гибридизации. До сих пор дарвиновский пример с голубями, с их разительными контрастами наследственных изменений является наиболее убедительным в смысле возникновения крупных изменений помимо гибридизации.

Исследование состава видов культурных растений, проведенное нами на огромном мировом разнообразии сортов, в том числе и на ряде монотипных видов, показывает доминирующую роль мутационной изменчивости в формировании видов культурных растений. На многих культурных растениях и ближайших к ним диких родичах можно проследить наглядно эволюционные этапы формирования отдельных эколого-географических групп при расселении видов, под влиянием условий среды и отбора, не имеющих какого-либо отношения к гибридизации ([2]). Фактические исследования состава культурных видов и их эволюции подтверждают основную мысль Дарвина о роли мелких наследственных изменений, накопляющихся путем отбора и в конечном итоге приводящих к крупным сдви-

гам в наследственной конституции, до видового значения включительно.

Нередко можно проследить наглядно огромную амплитуду изменчивости, помимо какой-либо роли в этом гибридизации. В пределах Азербайджана можно наблюдать всю эволюцию граната и айвы, монотипных видов от крайних мелких кислых диких форм, произрастающих в зарослях, до гигантских сладких форм, возникших путем отбора, на основе наследственных мутационных изменений.

Идея Лотси о том, что формообразование и видообразование сводятся к перегруппировке немногих сравнительно постоянных генов, стоит в противоречии с точными данными о мутациях. Даже такие исследователи, как Баур, особенно много работавший по гибридизации, в том числе и по межвидовой, должны признать широкое распространение мелких мутаций.

В корне неправильна недооценка Лотси творческой роли отбора, им совершенно обойденной. Если наследственные изменения и выражаются мутациями и гибридизацией, то в формировании видов огромная роль принадлежит отбору. Характерным для упомянутых книг Лотси является поразительная однобокость, эклектика и фанатизм, игнорирование громады фактов, стоящих в противоречии с развиваемым им учением.

Казалось бы, Лотси надо знать эти факты особенно хорошо, как крупному исследователю, много лет занимавшемуся специально эволюцией, опубликовавшему самый объемистый, трехтомный курс по истории развития растительного мира ([13]). Даже такой дарвинист, как К. А. Тимирязев, отзывался в 1910 г. о другом опубликованном курсе лекций Лотси «О теориях происхождения», изданном в 1906—1908 гг., как о «самом обстоятельном новом изложении дарвинизма» [1]([5]).

В работах Лотси приходится различать два периода — до 1910 и после 1910 г. Увлеченный идеей о гибридизации, как единственном и основном факторе формообразования и эволюции, Лотси готов назвать свои первые работы по филогении «фантастическими спекуляциями» (Эволюция путем гибридизации стр. 140). Он прекращает подготовку второй части третьего тома по истории развития растений.

Последние годы своей жизни Лотси посвятил изучению естественной гибридизации у растений в Южной Африке и Новой Зеландии ([15]).

Ряд работ посвящается им изучению гибридизации африканских народов и происхождению человека ([17]). Разнообразие антропологических групп он склонен связывать главным образом с гибридизацией между собой немногих начальных групп.

Ряд фактов распространения естественной гибридизации у растений, цитированный нами выше, заслуживает внимания, но их совершенно недостаточно, чтобы свести формообразование в природе, а тем более эволюцию к гибридизации. Характерно, что, развивая антидарвинистические воззрения, Лотси проникнут большим уважением к Дарвину и даже книгу «Эволюция путем гибридизации» посвящает Чарльзу Дарвину, «как дань уважения к его личности и труду, который привел к всеобщему признанию принципа эволюции».

---

[1] К. А. Тимирязев разумеет Vorlesungen über Deszendenztheorie, изданные Лотси в двух частях в 1906 и 1908 гг.

Учение Лотси является примером настоящего эклектизма, пытающегося соединить эволюционное учение с однобокой гипертрофированной ролью гибридизации, как фактором формообразования и эволюции, и свести эволюцию к перегруппировке немногих, сравнительно постоянных генов. Это яркий пример эклектики в биологии, попытки соединения без всякой внутренней связи и соподчинения по существу противоположных точек зрения.

Гибридизация, бесспорно, есть один из факторов формообразования. В разделе наследственной изменчивости ему принадлежит часть сферы действия, при этом, поскольку позволяют судить точные данные, ограниченной у животных. В свете современных генетических данных только при помощи теории отбора можно объяснить такой сложный процесс, как эволюцию видов, в том числе происхождение разнообразных признаков приспособления организма. Только совместным действием трех основных факторов — изменчивости, наследственности и отбора можно объяснить эволюционный процесс. Это — основное положение дарвинизма, на котором стоят современные систематика, ботаника, зоология, к ним приходит и современная генетика. Таковы воззрения Баура, Меллера, Моргана и многих других генетиков.

Решительно отвергая учение Лотси о гибридизации, как единственном факторе наследственной изменчивости, а тем более эволюции, нельзя, конечно, сводить на-нет роль межвидовой и межродовой гибридизации. Это, в особенности, относится к группе растений, где выявляются кратные отношения чисел хромосом, так называемые полиплоидные ряды. Почти у тысячи родов уже фактически установлены кратные отношения хромосом у различных видов. По подсчетам Мюнцинга([19]) по крайней мере 50%, а вероятно и больше видов *Angiospermae* являются полиплоидами. Изучение многих видов показывает, что мы имеем дело по большей части не с автоплоидами, т. е. простым удвоением хромосомального аппарата, но с сочетанием различных наборов хромосом, т. е. с аллоплоидами[1]. К этому выводу приходят многие исследователи (*Münzing*, *Tischler*, *Frankel* и др.). Более того, это положение экспериментально проверено на ряде объектов путем гибридизации и, таким образом, искусственно синтетически получены различные аллоплоидные виды, существующие в природе. Укажем примеры синтетического получения обыкновенного табака от скрещивания двух диких видов (Клаусен, Костов, Эгиз, Гудспид), культурной сливы от скрещивания алычи и терна (В. А. Рыбин), тимофеевки (Грегор и Сансом), *Galeopsis Tetrahit* (Мюнцинг). Так была получена *Primula Kewensis* от скрещивания *Primula verticilata* и *P. floribunda*. О. Н. Сорокиной удалось получить синтетически *Aegilops persica* от скрещивания *Ae. caudata* с *Ae. umbellata*, теоретически предсказанное Сеняниновой-Корчагиной на основании цитологических исследований. Ей же удалось синтетически получить мягкую пшеницу. По исследованиям Lawrence наши обычные культурные георгины, отличающиеся разнообразием форм и окрасок, представляют собой амфидиплоиды двух диких видов георгин Мексики. Гериберт Нильсон получил от скрещивания ивы *Salix viminalis* × *S. caprea* новую форму «*neocinerea*», во всех деталях не отличимую от существующего

[1] Термин автоплоидии и аллоплоидии введен Кихара и Оно в 1927 г.

в природе вида *S. cinerea*, который, как думает Гериберт Нильсон, возник путем естественной гибридизации.

Проблема происхождения крупных систематических единиц, какими являются виды и роды, стала до некоторой степени доступной экспериментальному исследованию при помощи гибридизации, открывшей в то же время новые возможности перед практической селекцией в растениеводстве. Явления автоплоидии, аллоплоидии и амфидиплоидии у высших цветковых растений показывают, как иногда внезапно формировались и формируются новые конституции, обособленные нескрещиваемостью с исходными формами. Явления дивергенции (расхождения) видов, наиболее трудные в учении об эволюции, которые были самой трудной загадкой для Бэтсона, становятся понятными на значительной группе растительных видов и родов. В этом отношении учение о полиплоидии и отдаленной гибридизации у растений на цитогенетической основе является значительным вкладом в общее учение о происхождении видов. В то же время не приходится забывать, что современные виды растений являются историческим явлением, связанным с определенной средой и могучим действием отбора.

Как показали подсчеты Мюнцинга, существует довольно резко выраженная, хотя и неполная корреляция между увеличением числа хромосом и увеличением размера семян и других органов. Тот же исследователь и, в особенности, Хагеруп и Тишлер обнаружили, что с полиплоидией связано часто расширение ареалов видов, по сравнению с исходными диплоидными видами. Изучая флору Шлезвиг-Голштинии, Тишлер нашел, что 60% видов одной провинции на севере оказались полиплоидами, в то время как на юге число полиплоидов было около 27%. В Исландии число полиплоидных видов 55%, в Сицилии 31% ([23]). Rohweder нашел, что диплоидные виды гвоздик очень специализированы в смысле их приспособленности к условиям местообитания ([21]).

В общем полиплоиды (тетраплоиды и гексаплоиды) в среднем по анализу, произведенному Мюнцингом, более выносливы, чем диплоиды, и более приспособлены к северным и альпийским условиям местообитания. Это бывает не всегда, но часто. Во всяком случае и автоплоидия и аллоплоидия способствуют образованию разных экотипов, нередко резко отличных и, таким образом, играющих роль в эволюции. Например, часто полиплоидные формы по сравнению с диплоидными являются многолетними (у кукурузы и сорго).

Большой интерес в эволюционном отношении представляет сравнительное цитогенетическое изучение межвидовых гибридов методами тончайшего хромосомального сравнительного исследования, разработанными в последние годы зоологами и ботаниками, приведшее к углубленному пониманию материальной основы эволюционного процесса. Эти исследования привели к пониманию специфики видов и углубленному выяснению генетических сходств и различий видов, в особенности у дрозофилы и грызунов, обнаружив значительное число гомологичных генов. Этот раздел привлекает в настоящее время внимание исследователей и обещает вскрыть новые факты эволюционного значения.

Таковы перспективы учения о межвидовой и межродовой гибридизации в учении об эволюции и в селекции. Наряду с теоретическими и практическими успехами учения о межвидовой гибридизации, приходится учитывать сложность явлений и их специфику и отношения различных групп организмов. Как показывает опыт, прямое скрещивание двух видов, как правило, не приводит к готовым результатам практического значения. Необходимы повторные возвратные скрещивания (back-crosses), а иногда сложные сочетания с участием нескольких исходных форм. До сих пор межвидовые гибриды американских лоз и европейских сортов значительно уступают по качеству европейской виноградной лозе и не удовлетворяют полностью запросов хозяйства. Замечательные плодовитые амфидиплоиды, получаемые генетиками и селекционерами, при всем их теоретическом интересе в смысле выяснения проблемы видообразования, далеки обычно от форм, которые нужны практической селекции. Многочисленные плодовитые гибриды видов *Aegilops* и пшениц, в том числе и многие амфидиплоиды, не дали пока желаемых практических результатов и требуют дальнейшей селекционной работы. Исторический опыт получения межвидовых гибридов у пшеницы показывает всю сложность работы. Межвидовая гибридизация у табака, несмотря на замечательные цитогенетические установления, еще не привела к созданию практически ценных гибридов, могущих конкурировать с обыкновенными сортами. Это обусловливается повышенными требованиями к качеству листьев курительного табака.

Разработка методов селекционного освоения амфидиплоидов и трехгеномных гибридов является первоочередной задачей генетики и селекции. Картофель, хлопчатник, пшеница, табак, виноград и плодовые являются особенно благодарными объектами для разработки в ближайшие годы конкретной теории и методов селекционного освоения межвидовой гибридизации. Это — одна из важнейших неотложных задач генетических и селекционных учреждений. На этом участке можно ждать сдвигов в практической селекции.

Факты и опыт показывают исключительную значимость правильного подбора исходных видовых и даже сортовых компонентов для гибридизации. Отсюда внимание должно быть направлено как на планомерное использование исходного видового и сортового разнообразия, так и на разработку учения о подборе пар при гибридизации, с привлечением методов физиологии, фитопатологии, биохимии. Индивидуальность компонента имеет значение не только при внутривидовой гибридизации, но, как показывает опыт, и при отдаленной гибридизации, что недостаточно учитывалось до последнего времени.

В свете изложенных экспериментальных и цитогенетических фактов нет сомнений в исключительной перспективности этой области, сулящей в ближайшие годы подвести к углубленному пониманию явлений видообразования и к радикальному улучшению существующих сортов возделываемых растений.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
19. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Букасов С. М., Революция в селекции картофеля, Ленинград, изд. ВИР 1934.
[2] Вавилов Н. И., Мировые ресурсы культурных растений и их использование в селекции, Сборник «Математика и естествознание», Академия Наук СССР, 1938 (в печати).
[3] Вульф Е. В., Иозеф Готлиб Кёльрейтер (1783—1806), Труды Ин-та истории науки и техники, Сер. I, в. I., 1934.
[4] «Проблема пшенично-пырейных гибридов», под общ. ред. Н. В. Цицина, Сельхозгиз, Москва, 1937.
[5] Тимирязев К. А., Кэмбридж и Дарвин, Сборник памяти Дарвина, изд. «Научное Слово», Москва.
[6] Хижняк В. А., Пшенично-пырейные амфидиплоиды — новая ценная кормовая культура, Селекция и семеноводство, № 11, 1937.
[7] Allan H. H., Wild species-Hybrids in the Phanerogams, The Botanical Review, vol. 3, № 12, December, 1937.
[8] Allan H. H., Wild Species Hybrids in the Phanerogams, The Botanical Review, vol. 3, № 13, 1937.
[9] Better Plants and Animals, Yearbook of Agriculture, II, United States Department of Agriculture, 1937.
[10] Brandes E. W., Sugarcane: its origin and improvement, Yearbook of Agriculture, United States, Dep. of Agriculture, 1936.
[11] Cockayne L. and Allan H. H., An annoted list of groups of wild hybrids in the New Zeelandflora, Annals of Botany, 48, 1—55, 1934.
[12] Federley H., Die Bedeutung der Kreuzung für die Evolution, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 67 Bd., Neue Folge 60 Bd. (Festschrift zum 70. Geburtstage von L. Plate).
[13] Lotsy J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte Bd. 1, Algen und Pilze, 1907, S. 1—902, Bd. II, Cormaphyta Zoidogamie, 1909, S. 1—828, Bd. III, Erst. Teil Cormaphyta Siphongamie, S. 1—1055, 1911.
[14] Lotsy J. P., Evolution by means of hybridization, Hague, 1916.
[15] Lotsy J. P. and Goddijn W., Voyages of exploration to judge of the bearing of hybridization upon evolution, Genetica 10, 1—315, 1923.
[16] Lotsy J. P., Evolution im Lichte der Bastardierung betrachtet. Haag, 1926 (Separat Abdruck aus Genetica VII).
[17] Lotsy J. P., What do we know of the descent of man, Genetica, t. IX, 1927.
[18] Mc. Fadden E. S., A successful transfer of Emmer characters to *vulgare* wheat, Journ. of American Society of Agronomy, vol. 22, № 12, December, 1930.
[19] Müntzing A., The evolutionary significance of autopolyploidy, Hereditas, XXI, H. 2, 3, 1936.
[20] Pallas, Mémoire sur la variation des animaux. Acta Academiae scientiarum imperiale Petropolitanae, ed. 1780, 69—102, Petropoli, 1784.
[21] Rohweder H., Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus Dianthus, Botan. Jahrbücher, Bd. LXVII, p. 249—362.
[22] Skovsted A., Cytological Studies in Cotton, IV. Journ. of Genetics, XXXIV, 1937.
[23] Tischler G., Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, Botan. Jahrbücher, Bd. LXVII, H. 1, S. 1—36.
[24] Ullman W., Natural and artificial hybridization of grass species and genera. Herbage reviews, Cambridge, vol. 4, № 4, Dec., 1936.
[25] Venkatraman T. S., Sugarcane-bamboo hybrids, Indian J. Agric. Sci, 7:513—514, 1937.

N. I. VAVILOV. SIGNIFICANCE OF INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN BREEDING AND EVOLUTION

SUMMARY

One hundred and eighty years ago, in St. Petersburg, at the Botanic Garden of the Academy of Sciences, Kölreuter, invited from Germany, began his remarkable experiments on the hybridization of plants and obtained hybrids between *Nicotiana rustica* and *N. paniculata*. The following year, 1759, presumably on Kölreuter's initiative, the St. Petersburg Academy of Sciences offered a prize for work on sex in plants, which was awarded in 1760 to Linné for a paper describing

a number of interspecific hybrids in plants. Even at that early time Kölreuter ascribed practical importance to interspecific hybridization, publishing in the «Bulletin of the Free Economic Society» a note on the practical utilization of an interspecific tobacco hybrid.

Almost simultaneously with Kölreuter, in 1780, another member of the same Academy of Sciences, Pallas, published a memoir on variation in animals, in which he expressed his views on the significance of interspecific and intergeneric hybridization in the origin of domestic animals, particularly of dogs and goats.

The rapid development of plant breeding in the second half of the 19-th century and the extension of agriculture into new districts with a more severe climate evoked increased interest in the practical utilization of species hybrids between cultivated varieties susceptible to various diseases and immune wild species. In Europe experiments were begun on crossing American species of grapes immune to phylloxera, *Oidium*, and mildew with susceptible European species.

At the end of the 19th century Burbank, in California, began widely to apply interspecific hybridization in fruit breeding. His work has been continued by Hansen in South Dakota. Simultaneously I. V. Michurin was carrying on his remarkable work in Russia, crossing European varieties of pears, apples, and grapes with wild Siberian and Far Eastern species to obtain increased hardiness.

The greatest practical achievements in the field of interspecific hybridization have been attained primarily with vegetatively propagated plants. Among the greatest of these achievements during recent decades we may mention: hybrids between wild and sugar cane (Java), hybrids between the Jerusalem artichoke and the sunflower (USSR), hybrids between immune species of wild potatoes and cultivated varieties (USSR), hybrids between different species of grapes. Interspecific and intergeneric hybridization plays a particularly important rôle in fruit breeding — pears, apples, cherries, plums, strawberries, gooseberries, raspberries, and blackberries. It likewise plays an exceptionally large rôle in floriculture. In recent years work has been begun on a wide scale on the utilization of heterosis in arboriculture.

It may be said that, as regards vegetatively propagated plants, interspecific and even intergeneric hybridization at present constitutes one of the principal methods of practical breeding work, and for a number of crops, such as potatoes, grapes, sugar cane, and fruits, the chief method.

More difficult is the application of distant hybridization to plants propagated by seed. Only after persistent labors in Australia, the United States, and the USSR has it been possible to obtain hybrid varieties between soft and durum wheat, such as Thatcher and Sarrubra. Of particular interest is the recent work on hybridization between *Agropyron* and wheat, which was begun by Dr. N. V. Tsitsin and which has established the fact that several species of *Agropyron* have chromosomes homologous to those of cultivated wheats.

Of exceptional significance in crossing plants propagated by seed are the phenomena of amphidiploidy, which have been elucidated with particular clarity by G. D. Karpechenko by the example of his radish-cabbage hybrids. Many amphidiploids have recently been obtained from crosses between *Agropyron* and wheat (Khizhnyak — Krasnodar Experiment Station), between rye and durum wheat (Derzhavin — Voroshilovsk), and between *Aegilops* and wheat (Tshermak, Percival, Soro-

kina, and others). The first-mentioned are of especially great importance. The amphidiploids obtained from crosses between wheat and *Aegilops* have not yet proved to be of practical interest. Dr. Kostoff has obtained a number of fertile, trigenomic wheat hybrids, the practical value of which has not yet been established.

As a result of breeding experiments conducted during the past few years at the Azerbaidzhan Cotton Institute (F. M. Mauer), there has been obtained a fertile, trigenomic cotton hybrid. By crossing the sterile hybrid, *Gossypium arboreum* × *G. Thurberi*, with *G. barbadense* a fertile form was obtained, indicating that the chromosomes of the last-mentioned, 26-chromosome species are homologous to those of the other two species, each of which has 13 as its haploid chromosome number. The triple hybrid is very fertile, and is characterized by exceptionally long fiber (45 mm.)

Of especially great practical interest are the hybrids obtained in recent years between the European species of oats, *Avena sativa* and the Mediterranean species, *A. byzantina*, characterized by immunity to rust and also to smut. The hybrids between common and yellow-flowered alfalfa have been found to be of great economic value in European agriculture.

As a rule, for plants propagated by seed the chief method of breeding is still intraspecific hybridization, but already for a few of such plants interspecific and even intergeneric hybridization is beginning to acquire significance.

In animal husbandry it is chiefly the F_1 hybrids which are of economic importance, such as mules, and hybrids between the yak and common cattle, between one-and two-humped camels, and between the lama and the alpaca. First generation hybrids are also beginning to be utilized in pisciculture, e. g., from crosses between different species of carp. Present-day breeds of American and European hogs originated, in large part, from crosses between Chinese and European breeds. During recent decades hybridization between common cattle and the zebu, which is resistant to pyroplasmosis, has been widely carried out.

What is the evolutionary significance of interspecific hybridization? Natural hybridization of plants is of wide occurrence, as was pointed out long ago by Linné, Kerner, Cockayne and Allan (New Zealand), and Jeffrey (U. S. A.). A large number of hybrids have been described among the flora of the Caucasus and Soviet Central Asia.

Lotsy's views, as expressed in his «Evolution by means of hybridization» (1916) and «Evolution in the light of hybridization», are extreme. Lotsy considers hybridization to be the sole, basic factor in evolution. Such a view is in sharp contradiction to the widely distributed phenomena of mutations. It is controverted by the immense variability of monotypic species, where hybridization has no significance. This is particularly clear in the case of such plants as the pomegranate, quince, and broad beans (*Vicia Faba*). Darwin gave a striking example, that of pigeons, in whose enormous diversity hybridization has played no rôle.

The writer's own investigations, based on extensive material of cultivated plants, have shown that in the differentiation of ecological groups a leading rôle in variation has been played by small and large mutations, as well as by natural and artificial selection. Fundamentally

incorrect is Lotsy's underestimation of the rôle of selection as an important factor in species-formation. In the light of present-day genetic data only the theory of selection can explain such a complicated process as evolution, including the origin of adaptive characters.

While we reject Lotsy's theory of hybridization as the sole, basic factor in evolution, we must take into account the rôle of interspecific and intergeneric hybridization in the evolution of certain groups of plants, particularly those having multiple or polyploid series of chromosome numbers, the number of which groups is comparatively very large, especially in the *Angiospermae*. The synthetic production, by means of hybridization of species existing in nature and the frequent occurrence of amphidiploidy indicate the importance of interspecific hybridization in the origin of some species. The evolution of large taxonomic units, such as species and genera, has in recent years become accessible, at least to some extent, to experimental investigation by means of hybridization, which has at the same time opened up new possibilities in practical plant breeding. The phenomena of the divergence of species, which have been the most difficult to understand in the theory of evolution and which puzzled the late Wm. Bateson so much, are becoming comprehensible in the light of present-day knowledge on polyploidy, at least for several groups of plant species and genera.

Of great interest from an evolutionary point of view is the cytogenetic study of species hybrids by methods of the most minute, comparative, chromosomal investigations elaborated in recent years by zoologists and botanists. There have been found many homologous genes in different species, and at the same time the genic differences between closely related species have been determined.

Unfortunately, the amphidiploids obtained artificially often do not meet practical needs, as is shown, for example, by the experiment in crossing *Aegilops* species and wheat. Despite their evolutionary and theoretical significance, they are far from being of practical breeding value. The working out of methods for the practical utilization in breeding work of amphidiploids and trigenomic hybrids is an urgent task confronting geneticists and plant breeders. Potatoes, wheat, and tobacco are particularly suitable plants for elaborating in the immediate future a concrete theory and methods of utilizing interspecific hybridization for breeding purposes. This is one of the most important and pressing tasks of genetic and plant-breeding institutes, particularly in connection with the mastery of methods of the artificial production of polyploids (methods of Jφrgensen, Randolph, Blakeslee and Shmuck). In this field great advances in practical breeding work may be expected. Much attention should be devoted during the next few years to the utilization of initial species and varietal diversity in accordance with a definite plan. The individuality of the components used in crosses is of importance not only in interspecific hybridization but also, as experience has shown, in interspecific and intergeneric hybridization, a fact which in the past has not been taken into sufficient account.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles | Отделение математических и естественных наук

ДОНЧО КОСТОВ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ У РАСТЕНИЙ

В настоящей статье автор пытается обрисовать современное состояние проблемы межвидовой гибридизации. Из-за недостатка места автор формулирует большую часть общих положений, установленных в разбираемой области исследований, очень кратко, ограничивая число примеров, которые следовало бы привести в сводке обычного объема, или вовсе их опуская.

Статья разделена на две части. Общие проблемы, вроде проблемы скрещиваемости, преодоления бесплодия и перекомбинации признаков, приведены в первой части, вопросы же о роли межвидовой гибридизации в эволюции и о ее значении для селекции обсуждены во второй части.

Излагая современное состояние вопросов, связанных с межвидовой гибридизацией, автор дает теоретическую интерпретацию ряда явлений и указывает направления, по которым должны развиваться будущие исследования.

«Точно так же я не буду рассматривать различные определения, которые были предложены для понятия вида. Ни одно из этих определений не удовлетворяет всех биологов, и тем не менее каждый естествоиспытатель представляет себе в общих чертах, что он имеет в виду, когда говорит о виде».

Ч. Дарвин («Происхождение видов»).

ЧАСТЬ I

1. Введение

В дополнение к своим собственным наблюдениям по гибридизации Дарвин изучил многочисленные опыты по межвидовым скрещиваниям, описанные Кёльрейтером, Гертнером и другими исследователями, и ясно показал, что в некоторых случаях невозможно провести резкую грань между внутривидовыми и межвидовыми гибридами точно так же, как часто нельзя решить вопрос о принадлежности той или иной группы организмов к виду или разновидности. Цитогенетические исследования трех последних десятилетий подтвердили эту основную идею Дарвина и одновременно показали, что наследственные различия между разновидностями и видами качественно и количественно зависят лишь от степени генетических различий, т. е. различий в строении хромосом, в расположении генов в хромосомах и т. д. Эта дифференциация происхо-

дила во времени и пространстве, в результате выживания наиболее приспособленных особей. Вполне возможно, что параллельно или независимо от генной дифференциации видов имела место также дифференциация их плазмы, однако точные данные по этому вопросу весьма скудны и ограничиваются исследованиями некоторых пятнистостей у растений, которая, как известно, наследуется через плазму.

Систематик часто не в состоянии решить вопрос о том, присвоить ли данной группе организмов видовое, или родовое название. Исследования по цитогенетике точно так же указывают на отсутствие существенных отличий между отдаленными видами и близкими родами. Во избежание повторения терминов «межвидовой» и «межродовой» мы всюду в дальнейшем будем пользоваться первым из этих терминов, не указывая каждый раз на то, что виды, о которых в том или ином случае будет итти речь, относятся к одному и тому же или к двум различным родам. Специальные случаи скрещиваний более отдаленных родов будут каждый раз оговорены особо.

Основная цель генетических исследований в области отдаленной гибридизации логически должна заключаться в выяснении способа наследования особенностей скрещиваемых видов в первом и в последующих поколениях и в изучении онтогенетического осуществления признаков. При попытке изучить эти вопросы исследователи наталкиваются на целый ряд препятствий, разрешение которых должно предшествовать разработке главной проблемы межвидовой гибридизации. Таковыми препятствиями являются: 1) неспособность многих видов к скрещиванию; 2) бесплодие межвидовых гибридов; 3) неправильное расщепление, как следствие сильного бесплодия и т. п. Таким образом генетики сталкиваются здесь с новыми проблемами, которые, наряду с другими, чисто генетическими вопросами, имеют не меньшее значение с эволюционной, сельскохозяйственной и общебиологической точек зрения. Отсюда становится ясным, почему эта чисто генетическая проблема не может быть разрешена в настоящее время без выполнения исследований в различных направлениях, зачастую даже и вовсе выходящих за пределы генетики. Благодаря именно этой особенности рассматриваемого вопроса, проблема межвидовой гибридизации привлекает внимание исследователей смежных биологических дисциплин. Оперируя с крупными систематическими единицами, особенности которых могут быть выражены в точных количественных или качественных характеристиках, исследователи проблемы межвидовой гибридизации получают и могут получить формы, весьма отличающиеся от исходных компонентов, и таким образом приближаются, а иногда и прямо разрешают вопросы большого филогенетического и сельскохозяйственного значения.

Попытка изложить современное состояние вопроса межвидовой гибридизации и оценить достижения в этой области исследований с генетической, филогенетической, общебиологической и практической точек зрения, а равно и наметить пути дальнейших исследований, потребовала бы рассмотрения этой проблемы во всей ее полноте. Недостаток места, однако, вынуждает нас несколько сузить нашу задачу и ограничиться рассмотрением лишь наиболее важных направлений в этой области.

2. История вопроса, исследовательская работа по межвидовой гибридизации, выполняемая в различных странах

История межвидовой гибридизации практически начинается с 1761 г., когда Кёльрейтер опубликовал свое первое сообщение, посвященное проблеме пола у растений. Уже в то время этот вопрос не был новым в биологии и еще много раньше был подвергнут широкому рассмотрению в трудах Камерариуса (Camerarius, 1694; 1696). Однако Кёльрейтер (Kölreuter, 1761—1766) был первым исследователем, который в опытах по скрещиванию видов дал наиболее убедительные данные, доказывающие наличие у растений мужского и женского пола. Классическим опытом Кёльрейтера в этом направлении является получение им «чистых» растений *Nicotiana paniculata* в результате многократных скрещиваний материнских растений *N. rustica* с пыльцой *N. paniculata*.

Некоторые ботаники, как Шмальгаузен (Schmalhausen, 1874), Циркле (Zirkle, 1934) и другие склонны рассматривать полученный Фэрчайльдом (Fairchild, 1719; Bradley, 1717; Fairchild, 1722) гибрид *Dianthus caryophylus* × *D. barbatus*, как первого, полученного человеком растительного «мула» (видового гибрида), относительно которого существуют достоверные сведения.

В исследованиях по межвидовой гибридизации растений в 18-м и начале 19-го столетия основной идеей, привлекавшей к себе внимание исследователей, была проблема пола. Несмотря на тот скептицизм, с которым часть ученых встретила выводы Камерариуса, ряд широко образованных ученых по достоинству оценил эти данные, а Линней использовал в качестве основных систематических признаков растений такие их особенности, как число тычинок и пестиков.

С целью получения более убедительных данных по вопросу о существовании пола у растений, С.-Петербургская Академия Наук объявила в 1759 г. международную премию за лучшую работу по этому вопросу, каковая в следующем же (1760) году была присуждена выдающемуся натуралисту того времени Карлу Линнею за его очерк «Disquisitio de sexu plantarum». В этом последнем он описал четыре межвидовых гибрида и вместе с рукописью прислал в С.-Петербургскую Академию Наук семена гибридов *Tragopogon pratense* — *Tragopogon porrifolius*. К тому же времени относится начало опытов, заложенных Кёльрейтером в Ботаническом саду С.-Петербургской Академии Наук и имеющих своей целью разработку проблемы пола у растений методом межвидовой гибридизации представителей рода *Nicotiana* и некоторых других растений. Кёльрейтер прорастил полученные от Линнея семена и без достаточных к тому оснований подверг сомнению их гибридную природу.

Многочисленные межвидовые гибриды Кёльрейтера (1761—1766) и его классический опыт по выведению вида *N. paniculata* путем многократного опыления растений *N. rustica* пыльцой растений *N. paniculata* были встречены некоторыми ботаниками как «неубедительное» доказательство существования пола у растений. Прошло несколько десятилетий с момента появления классических исследований Кёльрейтера, когда в связи с попыткой Шельвера (Schelver, 1812) и его ученика Хеншеля (Henschel, 1820) дискредитировать опыты Кёльрейтера, в 1819 г. Берлинская Академия Наук объявила премию за решение вопроса о наличии пола у растений. Эта пре-

мия была присуждена Вигману (Wiegmann, 1828) за его работу «О получении гибридов у растений». Однако выводы этого автора, основанные на некритических экспериментальных данных, были признаны неубедительными, благодаря чему проблема пола у растений была снова поставлена на разрешение Голландской Академией в Гарлеме в 1830 г. На этот раз премии была удостоена работа Гертнера (1838, 1844) «Материалы к познанию оплодотворения у высших растений», которая была представлена им в 1837 г. Эта работа Гертнера, равно как и последующие его исследования по этому вопросу (1849) доставили полное доказательство существования пола у растений. Этот автор использовал для своих опытов 107 видов растений, выполнил 1332 комбинаций видовых скрещиваний и получил 366 межвидовых гибридов. Против такого обилия представленных им экспериментальных данных, доказывающих наличие у растений пола, было действительно трудно выдвинуть какие-либо серьезные возражения.

Попутно следует упомянуть, что проблема пола у растений служила стимулом для исследований по межвидовой гибридизации в течение целого столетия.

Еще Линней (1760) и несколько позднее Паллас (1782) указывали, что гибридизация, и в том числе межвидовая гибридизация, играла очень большую роль в эволюции. С другой стороны, Дарвин указал (1859, 1872), что гибридизация играла в эволюции подчиненную роль, главное же значение в происхождении видов имели индивидуальная изменчивость и естественный отбор в процессе борьбы за существование.

Исследования Сажрэ (Sageret, 1826—1835), Нодэна (Naudin, 1852—1875), Вихуры (Wichura, 1865), Фоке (Focke, 1881) и др. скорее имеют характер генетических и филогенетических, в то время как работы Бербэнка (Burbanck), Мичурина, Хансена (Hansen) и др. показали, что путем межвидовой гибридизации можно получить весьма ценные в практическом отношении растения.

Сажрэ работал главным образом с культурными растениями. При исследовании многочисленных гибридов он впервые столкнулся с вопросом о способе наследования признаков. Этот автор, наряду с Нодэном, по праву называется предшественником Менделя. Гертнер испробовал очень большое число межвидовых скрещиваний и получил многочисленные видовые гибриды между представителями девяти различных родов. Некоторые из гибридов, впервые полученных Кёльрейтером, были снова получены в опытах Гертнера. В своих исследованиях он уделял много внимания почти всем тем вопросам, которые были выдвинуты Кёльрейтером; таков, например, вопрос о скрещиваемости видов, о гибридной мощности, о передаче признаков в первом, а иногда и в дальнейших поколениях, вопрос о бесплодии гибридов и т. д. Вихура в своих опытах по видовым гибридам у *Salix* подчеркнул промежуточный тип гибридов и пришел к заключению, что «пыльцевая клетка должна принимать точно такое же участие в наследственности, как и яйцо». Равным образом он указывает на большое «постоянство» видовых гибридов *Salix*. В противоположность этому Годрон (Godron, 1863) пишет, что «некоторые растения второго поколения соответственно обнаруживают возврат к обоим исходным типам» (стр. 174).

Нодэн (1864) так же, как и Сажрэ, указывал на «доминиро-

вание» некоторых признаков в первом поколении и усиленно подчеркивал «беспорядочную» изменчивость во втором и последующих поколениях.

В течение первых двух десятилетий после переоткрытия законов Менделя (1900) большинство исследователей было занято так называемым «менделевским анализом». Межвидовая гибридизация проводилась главным образом с практическими целями. Специального упоминания заслуживают крупные практические успехи, преимущественно в области гибридизации вегетативно размножающихся плодовых растений, достигнутые в Америке Бербэнком и в Союзе ССР Мичуриным.

В течение последних 15—20 лет ученые постепенно возвращались к проблемам, связанным с межвидовой гибридизацией. За последние несколько лет число ученых, работающих в этой области, настолько увеличилось, что в настоящий момент более $^3/_5$ всех генетиков и растениеводов занимаются межвидовыми скрещиваниями. Столь значительное повышение интереса к исследованиям этого рода обусловлено быстрыми успехами цитогенетики, которая дала новые методы и солидное теоретическое обоснование для работ в данной области, приведших к важным, в особенности с филогенетической и практической точек зрения, открытиям.

В прошлом странами, в которых широко разрабатывались проблемы, связанные с межвидовой гибридизацией, были Россия (Кёльрейтер), Франция (Сажрэ, Гордон, Нодэн), Германия (Кёльрейтер, Гертнер, Вихура, Фоке). В течение последних десяти лет эти проблемы интенсивно разрабатывались уже почти во всем мире, но в особенности в Европе (СССР, Скандинавские страны, Великобритания, Голландия, Германия и др.), Америке (США, Канада) и Азии (СССР, Япония, Индия). В настоящее время межвидовая гибридизация проводится в очень широком масштабе в Советском Союзе, где благодаря работам Всесоюзного ин-та растениеводства, под руководством Н. И. Вавилова, собрано свыше 300 000 образцов культурных растений и их диких родичей, и растения эти распространены по всей стране. Они служат и будут служить в дальнейшем богатейшим источником для селекционных, генетических и цитогенетических исследований.

Размеры настоящей статьи не позволяют мне подробно остановиться на всех старых и новых достижениях в области межвидовой гибридизации, а потому я рассмотрю лишь самые существенные открытия и важнейшие направления, отметив среди них наиболее многообещающие, по которым исследовательская работа в ближайшем будущем и должна будет итти.

3. Скрещиваемость. Получение межвидовых гибридов

Вообще говоря, скрещиваемость видов зависит от степени их таксономического родства, однако исключения из этого общего правила достаточно часты. Они зависят от различных причин, одни из которых известны, другие могут быть предположены, но нуждаются в проверке при помощи дальнейших исследований, третьи же еще вовсе не известны. Последние также должны быть изучены, с целью установления пределов возможного вмешательства в процессы, протекающие с момента опыления одного вида другим до полного развития межвидового гибрида. Нормальное течение этих

процессов может быть нарушено в любой момент и эффект такого нарушения можно без труда заметить. Собственно, в действительности мы только этот эффект, т. е. конечный результат, и отмечаем, так как никто еще не пытался тщательно изучить биохимические и биофизические процессы, нарушающие нормальное течение процессов при межвидовой гибридизации.

Если, употребляя обычные методы скрещивания близко родственных видов, мы попытаемся скрестить два отдаленных вида, например, табак с пшеницей, то не получим от такого скрещивания никакого результата. Пыльцевые зерна пшеницы на рыльце табака обычно не прорастают и, следовательно, процесс гибридизации останавливается в самом начале. С этим же препятствием мы можем столкнуться, пытаясь скрещивать многие другие растения из отдаленно родственных семейств или родов. В связи с этим встает следующий вопрос: во всех ли отдаленных скрещиваниях единственным препятствием к успеху является непрорастание пыльцы? Прорастает ли, например, на рыльце табака пыльца томата или нет? На этот вопрос, как и на предыдущий, может ответить эксперимент. Если рыльца табака опыляются пыльцой томата, то последняя по большей части прорастает, однако рост пыльцевых трубок обычно задерживается в районе рыльца, а некоторым пыльцевым трубкам и вовсе не удается проникнуть в ткани пестика. Подобная картина не является характерной лишь для этого скрещивания, ее можно наблюдать и при скрещивании многих других родов и отдаленных родственных видов.

Многие межвидовые скрещивания не удаются по той причине, что пыльцевые трубки чуждого вида никогда не достигают завязи, хотя некоторые из них и проникают в пестик (*Nicotiana sylvestris* × *N. rustica*).

При некоторых скрещиваниях большое число пыльцевых трубок отцовского вида достигает завязи материнского и проникает даже в микропиле и зародышевые мешки, однако оплодотворения не происходит (*N. Langsdorffii* × *Petunia violacea*). В подобных случаях чуждые пыльцевые трубки могут вызывать: а) разрастание нуцеллуса (деление нуцеллярных клеток, *N. rustica* × *P. violacea*); б) партенокарпия (α — разрастание завязи, β — развитие эндосперма в семяпочках без зародышей *N. Langsdorffii* × *P. violacea*); в) партеногенез или андрогенез (*N. tabacum* × *N. Langsdorffii*) и т. д. При скрещивании многих видов друг с другом оплодотворение происходит, однако гибридные зародыши гибнут на тех или иных стадиях развития, которые различны при различных комбинациях (так, например, гибриды от скрещивания *N. suaveolens* × *P. violacea* гибнут несколько раньше, чем гибриды от скрещивания *N. tomentosiformis* × *N. Langsdorffii*) (Костов, 1930 и 1937). Семена, получаемые от таких скрещиваний, не прорастают. Наконец, в результате некоторых скрещиваний получаются прорастающие, т. е. содержащие жизнеспособные зародыши семена, однако гибридные проростки гибнут на той или иной стадии развития,— чаще всего, когда они начинают образовывать первые листья *N. suaveolens* × *N. tabacum*.

Гибридные проростки, которые переживают все перечисленные критические периоды, развиваются в зрелых гибридов. Последние могут быть: а) мощными, б) промежуточными или в) карликовыми и в то же время: а) плодовитыми, б) частично плодовитыми или в) бесплодными. Перечисленные явления: 1) непрорастание пыльцы на чужом рыльце; 2) задержка роста чуждых пыльцевых трубок

в районе рыльца; 3) недостижение проникающими в пестик чуждыми пыльцевыми трубками завязи; 4) проникновение чуждых пыльцевых трубок в завязь и семяпочки, не сопровождающееся оплодотворением; 5) возникновение гибридных зародышей, гибнущих на ранней стадии развития; 6) образование прорастающих семян с гибридными зародышами, которые дают проростки, гибнущие на относительно ранней стадии развития, и 7) развитие зрелых межвидовых гибридов,— не являются специальными для определенных групп скрещиваний. Обычно почти в каждом скрещивании наблюдается более, чем одно из этих явлений. Если, например, опылить *N. tabacum* пыльцой *N. Sanderae*, то можно наблюдать следующие явления: а) партенокарпию; б) отмирание гибридных зародышей на ранней стадии развития (непрорастающие семена, содержащие гибридные зародыши); в) отмирание гибридных проростков на ранней стадии развития и г) развитие зрелых гибридов. Однако, почти во всяком скрещивании чаще всего наблюдается какое-либо одно из перечисленных выше явлений. В результате скрещивания *N. suaveolens* × *N. tabacum* обычно получают гибридные проростки, гибнущие вскоре после прохождения стадии котиледона, зрелые же гибриды получаются редко.

Я перечислил здесь лишь явления, происходящие при скрещивании различных видов, не давая им никакого объяснения. В действительности мы знаем очень мало о процессах, ответственных за каждое из этих явлений. Мы еще не знаем, какого рода факторы препятствуют прорастанию чуждой пыльцы на рыльце,— биохимические или биофизические. Иначе говоря, мы не знаем, обусловливается ли непрорастание чуждой пыльцы химическим составом секрета, или его концентрацией гипо- или гипертонической, или и тем и другим.

Вполне возможно, что в одних скрещиваниях прорастание пыльцы предотвращается одним из этих факторов, в других — другим, а в третьих — оба они препятствуют прорастанию.

Исследовательская работа в этой области должна в ближайшие несколько лет ставить перед собой следующие основные цели: 1) точно установить причины явлений; 2) найти, где возможно, способы экспериментального вмешательства, облегчающие прорастание пыльцы.

Относительно факторов, регулирующих рост пыльцевых трубок на чуждом рыльце, известно несколько больше, однако наши знания еще очень недостаточны, чтобы можно было объяснить все наблюдаемые явления.

Генетики часто говорят об определенных генетических ф а к т о р а х с т е р и л ь н о с т и (East, 1929; Crane and Lawrence, 1934), которые регулируют рост чуждых пыльцевых трубок после самоопыления у внутривидовых и даже межвидовых гибридов. Генетически они ведут себя обычно, как единичные менделевские факторы, однако протекающих при этом биохимических и физиологических процессов мы не знаем. Можно лишь подозревать, что в тех случаях, когда пыльцевые трубки лопаются в тканях рыльца или пестика, последние вероятно представляют для пыльцевых трубок гипотоническую среду. Кажется также вероятным, что в случаях, в которых пыльцевые трубки проникают в семяпочки, но не освобождают спермиев в зародышевый мешок (не лопаются), последний является для чуждых пыльцевых трубок гипертонической средой.

Биохимические процессы, протекающие в пестиках во время роста пыльцевых трубок, не известны.

Мы можем с уверенностью утверждать, что пыльцевые трубки видов с длинными пестиками как в своих собственных, так и в чуждых пестиках растут гораздо быстрее, чем пыльцевые трубки видов, имеющих короткие пестики.

Можно легко опылить *N. rustica* (n = 24, пестик — 10—12 мм) пыльцой *N. tabacum* (n = 24, пестик — 34—42 мм), тогда как гибридов от реципрокного скрещивания мне не удалось получить, работая в течение последних десяти лет. Следовательно, при межвидовой гибридизации виды с более короткими пестиками должны использоваться в качестве материнских растений.

Не подлежит также сомнению, что толстые пыльцевые трубки растут гораздо медленнее тонких. Полиплоидные виды обычно имеют более крупные клетки и более толстые пыльцевые трубки, чем диплоидные. Пыльцевые трубки растут быстрее сквозь пестики с более крупными клетками (т. е. пестики полиплоидных видов). Следовательно нужно иметь в виду и следующее правило: при скрещивании видов с почти одинаковыми пестиками в качестве материнского растения следует использовать вид, имеющий большее число хромосом (Костов, 1930, 1934; Костов и Прокофьева, 1935). Отсюда ясно, почему некоторые скрещивания удаются лишь в одном направлении (A $\times$ B), в другом же (B $\times$ A) — оказываются невозможными. Иногда прививки облегчают скрещивание (Мичурин, 1936; Костов, 1938), однако в этом направлении желательна еще дальнейшая работа.

Отмирание на разных стадиях развития гибридных зародышей, находящихся в материнском организме, представляет собой одну из важнейших проблем, связанных с межвидовой гибридизацией. Это — проблема не просто генетическая, но общебиологическая. Генетика, цитология, физиология, биохимия, механика развития, иммунология и другие биологические науки имеют отношение к этой сложной проблеме (Костов, 1930; 1937; 1938).

Биологи регистрируют лишь факты, конечные результаты каких-то процессов, однако о самых этих процессах, т. е. о причинах, отмирания гибридных зародышей, мы знаем очень мало.

Принимая во внимание важность и сложность этой проблемы, мы выскажем здесь несколько соображений, которые могут помочь будущей работе в этой области и до некоторой степени ее направить. Однако, предварительно мы должны напомнить некоторые явления, сопровождающие замедление роста гибридных зародышей и их гибель (а также непрорастание семян, содержащих гибридные зародыши).

В ряде случаев морфологической разницы между первым делением яйцеклетки, оплодотворенной спермием другого вида, и первым делением яйцеклетки, оплодотворенной в результате самоопыления, обнаружить не удается. Однако известны случаи, при которых гибридный зародыш лишь редко развивается далее стадии второго деления *V. paniculata* $\times$ *P. violacea* (Костов, 1930). Заметные и иногда очень резкие различия были найдены в скорости роста гибридного зародыша и эндосперма, с одной стороны, и зародыша и эндосперма, полученных в результате самоопыления — с другой (Watkins, 1930; Thompson, 1930; Костов, 1930, 1937; Müntzing, 1930; Kihara and Nishiyama, 1932; Wakakuwa, 1934; Boyes and Thompson, 1937, и др.)

В добавление к этим различиям, в семяпочках *Nicotiana*, содержащих гибридные зародыши, полученные от некоторых скрещиваний, можно отметить следующие явления: склерификация нуцеллуса, накопление крахмала в интегументе (снаружи от нуцеллуса, окружающего гибридный зародыш), явления дегенерации (разрушения) клеток зародыша и, в особенности, эндосперма (гипертрофия нуцеллуса, нуклеолиз и т. д.), напоминающие патогенную дегенерацию и т. д. Примеры: *N. rustica* × *N. tabacum*, *N. rustica* × *N. Sanderae* (Костов, 1930).

Эти явления наблюдаются всегда, когда ткани растения растут в контакте с какими-либо чуждыми им тканями, как это имеет, например, место при гетеропластических прививках или в растительных галлах, где ткани растения находятся в контакте с паразитами (Kostoff, 1928, 1929, 1930, 1931; Kostoff and Kendall, 1929, 1930, 1933; Kendall, 1930) (табл. 1). Сходные явления могут быть вызваны и другими чужеродными телами (Kostoff, 1930, 1931; Kendall, 1930). Не подлежит сомнению, что в семяпочках, содержащих гибридные зародыши и эндоспермы, протекает ряд процессов, отличных от процессов, протекающих в семяпочках, которые содержат зародыши, возникшие в результате самоопыления. Нуцеллус является слоем клеток материнского организма, находящихся в контакте с гибридными тканями (эндоспермом и зародышем), которые до некоторой степени материнским тканям чужды.

Изучение реакций, происходящих между экстрактами из различных компонентов гетеропластических пересадов, показало, что реакции происходят как между неорганическими (ионы Ca и щавелевой кислоты), так и между органическими соединениями. Точно так же было найдено, что в районе каллуса, в особенности в верхней части подвоя, происходит усиленный протеолиз (Kostoff, 1928, 1929, 1937; Silberschmidt, 1934). Кажется вполне логичным предположить существование сходных реакций и между тканями межвидового (или межродового) гибрида в семяпочке и материнскими тканями. В то же самое время протекают и процессы по схеме взаимодействия индуктора и реактора. Часто они могут быть сходны с иммунологическими реакциями (реакция антигенов и антител), вроде реакций, протекающих в животных организмах (Kostoff, 1931, 1937; Abderhalden, 1922), в особенности в тех случаях, когда вызывается протеолиз.

Некоторые случаи абортирования зародышей млекопитающими зависят, повидимому, от антител (а также от «защитных ферментов»), которые индуцируются отцовскими (чуждыми) элементами, имеющимися в гибридном зародыше. Это объяснение становится очень вероятным, если мы примем во внимание, что инъекция крови кролика зайцу вызывает образование преципитинов (Uhlenhuth, 1909), а инъекция крови мыши (*Mus*) крысе (*Mus*) вызывает образование аглютининов (Kostoff, 1931). Вероятно, наряду с ответственными за слабый рост и гибель зародышей процессами этой категории, летальный эффект может зависеть и от некоторых процессов развития. Процессы развития, вызываемые в гибридном зародыше генотипом отца, имеют тенденцию построить «отцовский организм», тогда как процессы, вызываемые генотипом матери совместно с окружающим субстратом (чисто материнские ткани), стремятся построить «материнский организм»,— эти две цепи процессов интерферируют друг с другом и таким образом нарушают гармоническую систему, гармоническую координацию, вырабатывающуюся в процессе эволюции

Таблица 1

Явления, наблюдаемые при совместном росте тканей растения (реакторов) с чуждыми им тканями (индукторами)

Индукторы и реакторы	Типы реакций
I. Реакции тканей растения против паразитов, вызывающих галлы 1. Галлы орехотворок на дубе (Kostoff and Kendall, 1929) 2. Галлы, вызванные круглыми червями на табаке (Kostoff and Kendall, 1930) 3. Бактериальные галлы на различных растениях (Winge, 1927; Kostoff and Kendall, 1933—1934; Kostoff, 1930) 4. Галлы, вызываемые клещами на различных деревьях (Kendall, 1931)	1. Накопление крахмала и других питательных веществ 2. Обогащение цитоплазмой 3. Анормальное увеличение размеров клеток 4. Вакуализация (многочисленные мелкие вакуоли) 5. Минеральные кристаллы в некоторых клетках 6. Склерификация (утолщение клеточных оболочек) 7. Гипертрофия ядер, ненормальные ядра 8. Многоядерность 9. Увеличение числа или размеров, или как числа, так и размеров ядрышек 10. Неправильный митоз 11. Полиплоидия 12 Укорочение хромосом 13 Цитолиз (нуклеолиз, протеолиз, гидратация и т. д.) 14. Некрозис
II. Реакции, происходящие в обоих компонентах при гетеропластических прививках Гетеропластические прививки *Solanaceae* (Kostoff, 1928, 1929, 1930, 1937)	Те же явления, которые перечислены в разделе I, 1—14, но часто несколько слабее выраженные
III. Реакции гибридных эндосперма и зародыша против материнских тканей при межвидовых скрещиваниях (взаимные реакции между материнскими и гибридными тканями) (Костов, 1930, 1937, 1938; и неопубликовано)	Явления, упомянутые в разделе I, 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 13, 14, однако не столь резко выраженные, как в случаях I и II. Явления, упомянутые в § § 5, 8, 10, 11, 12, обычно не наблюдаются. Изредка они встречались лишь при очень отдаленных скрещиваниях

в каждом из родительских видов. Подобное предположение кажется весьма вероятным и может объяснить также и отмирание гибридов на стадии котиледона, когда они находятся уже вне контроля материнского организма. Таким же образом можно объяснить и гибель межвидовых гибридов *Echinoidea* (Loeb, 1908, 1916), *Amphibia* (G. Hertwig, Bataillon, 1927; de l'Isle, 1893; Pflüger, 1882, и т. д.), у рыб (Appelöf, 1894) и у птиц (Darwin, 1859). Некоторые межвидовые скрещивания, как, например, скрещивание *N. rustica* × *N. tabacum*, определенно показывают, что мы должны различать два типа факторов: 1) реактивность материнского организма, подавляющую развитие гибридного зародыша (а у растений и эндосперма), и 2) формативные факторы развития, которые могут обусловить летальный эффект. В некоторых случаях, как, например, в описанном Холлингсхедом (Hollingshead, 1930) случае у *Crepis*, летальный эффект может зависеть от одного единственного гена. Благодаря подавлению со стороны реагирующего материнского организма, зародыши, получаемые в скрещивании *N. rustica* × *N. tabacum*, бывают значительно меньше зародышей любого из этих видов. Это явление может частично зависеть от голодания зародыша, так как углеводы откладываются в интегументе, и зародыш снабжается питательными веществами, очевидно, недостаточно. Когда семена с такими очень маленькими зародышами прорастают, они дают очень быстро развивающихся и достигающих очень мощного развития гибридов. Иными словами, когда эти гибриды достигают зрелости (т. е., когда они развиваются вне материнского организма), они оказываются значительно более мощными, чем любой из родителей. Скрещивания *Linum perenne* × *L. austriacum* дают ту же картину (Laibach, 1925).

Следует также отметить, что подавление роста гибридных зародышей *Echinoideae*, *Amphibia*, рыб и птиц может в некоторых случаях частично быть объяснено действием антител, индуцированных зародышем в окружающей жидкости, так как последние исследования показывают, что антитела могут быть индуцированы in vitro (в пробирках) (Manwaring, 1930; Крыжановский, 1929; Mez, 1925; Sasse, 1928; Nahmacher, 1929; Kabelik, 1927; Башкирцев, 1929; Здравосмыслов, 1927; Kimmelstiel, 1929). Гибриды от скрещивания козы с овцой также погибают или резорбируются в утробе матери на ранней стадии развития, и Соколовская (в печати), испытывая кровь беременных коз, получила положительную реакцию связывания комплемента.

Бальтцер (Baltzer 1909, 1910) и Купельвизер (Kupelwiser, 1912), нашли, что у некоторых отдаленных гибридов *Echinoideae* (*Echinus* × × *Annelida*, *Echinus* × *Mactra*, *Echinus* × *Potenia* и др.) отцовские хромосомы во время первого деления оплодотворенной яйцеклетки или во время следующих делений элиминируются. У зародышей межвидовых гибридов *Nicotiana* подобного явления обнаружено не было. Гибридные зародыши *Nicotiana* имеют ожидаемое для них число хромосом и, тем не менее, рост их оказывается задержанным и они погибают на различных стадиях развития. Примерами могут служить: *N. rustica* (n = 24) × *N. tabacum* (n = 24), *N. rustica* × *N. alata* (n = 9), *N. suaveolens* (n = 16) × *N. tabacum*.

Наконец, процессы развития, протекающие в семяпочках, содержащих гибридные зародыши и эндосперм, могут объясняться и количественными различиями в отношениях между числами хромосом: в 1) материнских тканях, 2) эндосперме и 3) зародыше. Самоопыляя

растение или скрещивая две разновидности, имеющие одинаковое число хромосом, мы получаем следующее отношение чисел хромосом в зародыше, эндосперме и материнских тканях: 2n (зародыш): 3n (эндосперм): 2n (материнские ткани). Те же отношения чисел хромосом мы можем получить и скрещивая различные виды или вообще формы с одинаковым числом хромосом, тогда как в случаях, в которых числа хромосом у скрещиваемых видов различны, эти отношения изменяются. Если мы, например, скрестим *Triticum durum* (4x = 28) с *Triticum persicum* (4x = 28), то отношение 2 : 3 : 2 сохранится; скрестив же *Tr. vulgare* (6x = 42) с *Tr. durum* (4x = 28), получим отношение 5x (зародыш): 8x (эндосперм): 6x (материнские ткани) = 5 : 8 : 6. Количество выработанных реагирующих веществ в этих двух различных системах (2 : 3 : 2 и 5 : 8 : 6) будет различным, а следовательно, и момент конечных реакций формативных процессов в первой системе не совпадет с соответствующим моментом во второй (Goldschmidt, 1927). Следовательно, и результаты будут различны. Если отношение 2 : 3 : 2 определяет нормальное течение процессов, то отношение 5 : 8 : 6 (или 3 : 6 : 4, если 4x скрещивается с 2x) должно определять анормальное их течение (Костов, 1937). Для того чтобы отличить «специфический» эффект от чисто «количественного», подходящим материалом являются: 1) скрещивания между видами с равным числом хромосом, как, например, между *N. rustica* (2n = 48) × × *N. tabacum* (2n = 48) и 2) скрещивания между аутополиплоидами, как, например, томат 4n× томат 2n (сравнение зародышей, получающихся в этом случае с зародышами, получающимися в результате самоопыления).

Поведение гибридных зародышей и эндосперма при межвидовых скрещиваниях злаков изучалось Уоткинсом (Watkins, 1927, 1932), Томпсоном и Камероном (Thompson and Cameron, 1928), Кихарой и Нишиямой (Kihara and Nishiyama, 1932), Вакакувой (Wakakuwa, 1934), Бойесом и Томпсоном (Boyes and Thompson, 1937) и др. Полученные ими результаты обычно объяснялись количественными различиями в числах хромосом скрещиваемых видов и их потенциальной активностью. Я получил данные (Костов, 1937), во многом согласующиеся с данными только что перечисленных авторов, однако при скрещиваниях *Tr. Timopheevi* (4x = 28) с другими тетраплоидными пшеницами (4x = 28) было обнаружено подавление развития зародыша и эндосперма, объяснимое скорее не количественными, а качественными различиями между скрещивающимися видами, поскольку в этих случаях оба родителя в соматических клетках имели 28 хромосом. Проблема эта обсуждалась Истом (East, 1935) и Мюнтцингом (Müntzing, 1933).

Процессы, вероятнее всего влияющие на развитие гибридных зародышей, можно разбить на следующие шесть групп.

1. Обмен неорганическими веществами (например, ионами кальция и щавелевой кислоты) между тканями материнского организма и тканями гибрида, могущий привести к: а) изменению кислотности (pH), б) удалению (осаждению) некоторых веществ и т. д.

2. Обмен органическими веществами или их удаление (преципитация) в соседних тканях в результате реагирования друг с другом.

3. Частичное голодание гибридных тканей, вследствие процессов, **упомянутых в §§ 1 и 2.**

4. Появление активных деструктивных веществ, вызывающих протеолитические процессы. (Некоторые из этих процессов могут

быть сходны с иммунологическими процессами, имеющими место у животных.)

5. Количественные различия. (Различия в числах хромосом родителей.) Если родители имеют одинаковое число хромосом, числа хромосом у зародыша, эндосперма и в материнских тканях должны относиться, как 2:3:2; если же числа хромосом у родителей не одинаковы — эти отношения меняются. Следовательно, и отношения между вырабатываемыми формативными веществами должны измениться, что приведет к дисгармониям в развитии.

6. Зародыши и проростки межвидовых гибридов A × B = AB могут слабо развиваться и даже гибнуть, вследствие приводящей к дисгармонии интерференции в процессах детерминации, дифференциации и в общих процессах развития, направляемых генотипами A и B. Подобные дисгармонии проявляются чаще всего в моменты начала дифференциации органов.

Весьма вероятно, что при некоторых скрещиваниях за отмирание гибридных зародышей ответственен лишь один или некоторые из перечисленных процессов, тогда как в других — другие или все вместе.

Обсуждая проблему скрещиваемости, следует обратить внимание на ряд опытов, показывающих, что в некоторых случаях, когда вид A не скрещивается с видом B, для соединения в одном гибриде признаков обоих этих видов можно использовать третий вид C в качестве так называемого «посредника». Я приведу здесь два примера: 1) Скрещивания *N. rustica* (n = 24) × *N. caudigera* (n = 12) и *N. paniculata* (n = 12) × *N. caudigera* (n = 12) не удаются, однако от скрещиваний растений F_1 *N. rustica* × *N. paniculata* с *N. caudigera* и амфидиплоида *N. rustica* × *N. paniculata* гибриды были получены (Костов, 1935, 1938). 2) Неоднократные попытки получить взрослых гибридов от скрещивания *Secale cereale* × *Haynaldia villosa* не дали результата, от скрещивания же F_1 *Triticum dicoccum* (n = 14) × *H. villosa* (n = 7) × *S. cereale* (n = 7) был получен тригеномный тройной гибрид (Костов, 1936, 1938). Использование видов «посредников» — как метод повышения скрещиваемости видов — применялось Мичуриным (1936). Иногда гибриды скрещиваются легче, чем «чистые» виды.

Операции вроде прививок, кольцевания или тугих перевязок вызывают некоторые изменения в физиологическом балансе растения и могут повышать скрещиваемость видов.

Важную роль при межвидовых скрещиваниях играет также температура. Она может регулировать как рост пыльцевых трубок, так и развитие гибридных зародышей (Kostoff, 1930).

Межвидовые скрещивания оказывались более успешными в тех случаях, когда цветки материнского вида опылялись смесью пыльцы нескольких разновидностей отцовского. В некоторых случаях этот «успех» можно приписать различной скорости роста пыльцевых трубок разных разновидностей, однако возможно также, что пыльцевые трубки с разными генотипами, прорастая в чуждом пестике, могут взаимно ускорять друг друга, вызывая появление в пестике условий, благоприятствующих росту.

Иногда на скрещиваемость влияют эуплоидные изменения числа хромосом (гаплоидия и тетраплоидия) [Харланд (Harland), 1936; Карпеченко, 1935; Костов, 1938].

Причины отмирания гибридных проростков кроются, повидимому,

главным образом в процессах развития. В основном они, видимо, зависят от интерференции в гибридном проростке (АВ), систем реакций развития, направляемых генотипом материнского растения (А), и систем реакций, направляемых генотипом отцовского растения.

Гибриды, переживающие критические периоды, описанные в этой главе, обычно развиваются далее и достигают зрелости. Непосредственно перед созреванием межвидовые гибриды гибнут редко, хотя известны и такие случаи. Несколько гибридов, полученных нами от скрещивания *N. megalosiphon* × *N. longiflora*, погибли, достигнув 25—35 см высоты, т. е. непосредственно перед цветением.

4. Гибриды F_1. Величина. Мейозис. Плодовитость

Межвидовые гибриды можно классифицировать различными способами в зависимости от того, какие их признаки желательно подчеркнуть. Если руководствоваться их морфологическим строением и отвлечься от размеров, то их можно грубо разделить на следующие три группы: 1) сходные с матерью; 2) сходные с отцом и 3) промежуточные. По величине их можно разделить на три группы: 1) карликовые; 2) промежуточные и 3) мощные, а по характеру мейозиса — на две: 1) с неправильным мейозисом и 2) с правильным мейозисом. Если за основу классификации принять характер конъюгации у гибридов, то их можно разбить на следующие группы: 1) гибриды с асиндезом; 2) гибриды с аллосиндезом; 3) гибриды с частичным аллосиндезом; 4) гибриды с аутосиндезом; 5) гибриды с частичным аутосиндезом; 6) гибриды с частичным аутосиндезом и частичным асиндезом. Если основываться на плодовитости гибридов, то их можно разделить на: 1) бесплодных, 2) частично бесплодных и 3) плодовитых, причем группы 1-я и 3-я являются крайними вариантами группы 2-й.

Гибридов можно классифицировать также и по числу хромосом родительских видов, разделив на гибридов, полученных от родителей: 1) с одинаковым числом хромосом и 2) с разными числами хромосом.

Если как при прямых, так и при реципрокных скрещиваниях, постоянно получаются гибриды, сходные с матерью или сходные с отцом, то мы говорим о матроклинных или патроклинных гибридах.

Ни одна из вышеприведенных классификаций сама по себе не дает полного представления о гибридах, а потому следует учитывать все способы классификации одновременно.

Внешний вид гибридов F_1 зависит главным образом от характера наследования признаков родительских видов. В тех случаях, когда наибольшим числом доминантных признаков (или, по крайней мере, наиболее резкими из них) характеризуется материнский вид, — гибриды оказываются сходными с матерью; когда же бо́льшим числом доминантных признаков обладает отцовский вид — гибриды бывают сходными с отцом. Однако, в большинстве случаев гибриды F_1 имеют много промежуточных признаков и лишь у немногих из них материнские или отцовские признаки преобладают (полное доминирование если когда-либо и встречается, то лишь очень редко).

В некоторых случаях гибриды от реципрокных скрещиваний (A × B и B × A) бывают неодинаковыми, являясь по большей части более сходными с матерью. В этих случаях генетики говорят о «плазматической» или «материнской» наследственности. Однако такие случаи редки и многие из них сомнительны.

В будущем им следует уделить больше внимания, так как они могут приблизить нас к разрешению проблемы плазмона.

Иногда гибриды F_1 обладают «новыми» признаками, показывающими, что межвидовые гибриды являются не механической суммой признаков родителей, а новыми органическими системами.

Величина гибридов не находится ни в какой связи: 1) с числом хромосом у родителей; 2) с характером мейозиса и 3) с плодовитостью. Плодовитые гибриды получаются обычно от родителей, имеющих равное число хромосом (что, однако, не обязательно, если у гибридов имеет место полный аутосиндез), и в мейозисе у таких гибридов наблюдается полный аллосиндез или полный аутосиндез (или, может быть, и тот и другой), но в то же время полный аллосиндез или полный аутосиндез не обязательно ведет к полной плодовитости.

Частично плодовитые и бесплодные гибриды могут происходить от родителей с различными или с равными числами хромосом, и мейозис у них может протекать по любому типу. Плодовитость межвидовых гибридов зависит главным образом от степени родства родительских видов, показателем же степени их плодовитости служит процент образуемых ими жизнеспособных гамет.

Межвидовые гибриды с нормальным мейозисом обычно образуют жизнеспособные гаметы и бывают плодовиты, гибриды же с ненормальным мейозисом дают тот или иной процент (до 100%) абортивных гамет и оказываются лишь частично плодовитыми или бесплодными. Неправильности в мейозисе межвидовых гибридов зависят от: 1) образования: а) поливалентных или б) унивалентных хромосом; 2) структурной гибридности и неодинаковой степени гомологичности различных пар хромосом (бивалентов); 3) от интерференции реакций, направляемых материнским наследственным комплексом, и реакций, направляемых отцовским, а также от различного течения этих реакций во времени (примеры: гибриды *Triticum-Secale* и *Triticum-Agropyrum*).

Обсуждая проблему неправильностей в мейозисе, мы должны обратить внимание на неправильности в мейозисе у амфидиплоидов, происходящих от гибридов F_1, характеризующихся асиндезом. Гибриды *Tr. dicoccum* ($n = 14$) $\times$ *Haynaldia villosa* ($n = 7$) и *Tr. durum* ($n = 14$) $\times$ *Secale montanum* ($n = 7$) обычно характеризуются асиндезом. На этом основании следовало бы ожидать, что у амфидиплоидов, полученных от этих двух скрещиваний, мейозис должен протекать нормально и, что они должны образовывать 21 бивалент, 14 бивалентов из хромосом одного родителя и 7 — из хромосом другого. В действительности же оба эти амфидиплоида иногда образуют два, а изредка и больше унивалентов, нарушающих далее нормальное течение мейозиса. Каковы же причины этих слабых ненормальностей в мейозисе, т. е. неконъюгации этих хромосом? В большинстве случаев они конъюгируют, образуя биваленты. Гибридизация сама по себе не может нарушить гомологичности, и структурная гибридность также не может быть причиной появления этих унивалентов. Вероятнее всего, что мейотические процессы, направляемые генотипом материнского вида, не вполне совпадают с процессами, направляемыми генотипом отцовского, это ведет к ослаблению мейотического притяжения между гомологичными хромосами и изредка к тому, что в одной из них может не образоваться хиазмы.

5. Преодоление бесплодия гибридов

Бесплодные или почти бесплодные гибриды могут быть сделаны плодовитыми или, по крайней мере, частично плодовитыми следующими путями.

а) Путем удвоения числа хромосом бесплодных гибридов мы можем получить гибриды частично или вполне плодовитые. Удвоение хромосом может быть: α) соматическим или β) гаметическим (в результате выпадения одного из мейотических делений, обычно первого). Наиболее эффективными способами удвоения числа хромосом являются: обработка раствором аценафтена или колхицина, действие высокой (или низкой) температуры, ранение, центрифугирование, влияние паразитов и т. д. Используя нередуцированные гаметы, образуемые гибридами F_1, мы можем, путем последующего скрещивания гибридов F_1 с родительскими видами, также получить полиплоиды (и даже амфидиплоиды). Примерами могут служить скрещивания: {[*N. sylvestris* (n = 12) × *N. tomentosiformis* (n = 12)] × *N. sylvestris*} × *N. tomentosiformis* амфидиплоид *N. sylvestris* — *N. tomentosiformis*. Иногда, вероятно, в результате выпадения обоих мейотических делений, в зародышевом мешке амфидиплоиды возникают от гибридов F_1 апомиктически [примеры: амфидиплоиды *N. rustica-glauca*, *Triticum Timopheevi-monococcum* и др. (Костов 1935—38)].

Амфидиплоиды, т. е. межвидовые гибриды, полученные в результате удвоения числа хромосом у гибридов F_1, бывают высоко константными и хорошо плодовитыми, если они получаются от гибридов F_1, у которых в мейозисе наблюдается асиндез.

Амфидиплоиды бывают неконстантными в отношении своих признаков и числа хромосом и обычно имеют в той или иной мере пониженную плодовитость, если они получаются от гибридов, характеризующихся не асиндезом, а каким-либо иным типом мейозиса. Последние очень интересны как с сельскохозяйственной, так и с эволюционной точек зрения, так как от них могут быть легко получены разнообразные формы.

б) Настойчиво скрещивая бесплодные гибриды (например *Tr. dicoccum* × *Tr. monococcum*), образующие в исключительных случаях жизнеспособные, нередуцированные гаметы, с третьим видом (например, с *Tr. vulgare*), удается получить частично плодовитые, а в отдельных случаях и вполне плодовитые гибриды [*N. tabacum* × (*N. sylvestris* × *N. tomentosiformis*)].

в) Бесплодные гибриды могут быть сделаны частично плодовитыми и дать немного семян, если их поместить в ненормальную температуру (обычно в низкую). Высокая и низкая температуры влияют на процесс мейозиса (очевидно, повышая вязкость цитоплазмы), приводя к более частому выпадению редукции хромосом, что ведет к образованию большего числа жизнеспособных гамет, а вместе с тем и к большей плодовитости.

г) Плодовитые гибриды образуются также после удвоения некоторых геномов и удаления других. (*Tr. vulgare* — *monococcum*, *Tr. vulgare* — *Secale cereale*.)

д) Среди растений, получаемых в результате обратных скрещиваний (одного или нескольких) и дальнейшего размножения, появляются формы с повышенной плодовитостью.

6. Перекомбинация признаков. «Расщепление» в F_2 и в последующих поколениях

Одним из основных условий, от которых зависит возможность перенесения некоторых признаков одного вида на фон (грубо говоря) другого, является степень и характер конъюгации хромосом у гибридов F_1. Наиболее подходящими для подобной работы являются гибриды F_1, характеризующиеся аллосиндезом, так как у них происходит перекрест (т. е. образование хиазм) между хромосомами родительских видов, благодаря чему имеется возможность некоторой перекомбинации генов, тогда как у гибридов с асиндезом перекомбинация генов может иметь место только благодаря транслокации между негомологичными хромосомами. Гибриды с частичным аллосиндезом должны быть помещены между этими двумя крайними случаями. Аутосиндез ведет к большей константности, а потому гибриды, характеризующиеся подобным типом мейозиса, так же как и амфидиплоиды, полученные от гибридов с асиндезом в мейозисе, неудобны для проведения подобных работ. Гибриды с асиндезом, аутосиндезом и слабо выраженным аллосиндезом в мейозисе могут быть использованы для данной цели лишь после предварительного применения к ним тех или иных воздействий, вызывающих транслокации. Агентами, вызывающими транслокации (обычно взаимные), являются: 1) Х-лучи и радий, 2) высокая температура и 3) центрифугирование и, как показывают предварительные работы в этом направлении, 4) некоторые химические вещества. Транслокации могут быть вызваны как в соматических, так и в генеративных клетках.

Перенос признаков в ряде случаев можно достигнуть путем одного или нескольких возвратных скрещиваний гибридов F_1, характеризующихся аллосиндезом в мейозисе, или в результате применения вышеупомянутых воздействий к гибридам с другими типами мейозиса. При изучении поведения признаков одного вида (А), перенесенных на фон другого (В), было установлено, что в некоторых случаях они (признаки вида А) ведут себя подобно признакам вида В, в других же случаях — иначе. На основании подобного рода работ можно сделать вывод, что параллельная изменчивость разных видов в одних случаях зависит от тождественных генов, в других же, возможно, от различных (Harland, 1936; работы по хлопку), хотя в этой области желательна еще дальнейшая работа.

При проведении подобных работ следует обратить внимание на поведение структурных гибридов. Если мы изучаем поведение какого-либо гена (или генов) у структурных гибридов F_1 и в последующих поколениях и если, благодаря какой-либо хромосомной перестройке, происшедшей в течение эволюции одного из родительских видов, место, занимаемое данным геном в хромосоме у этого вида, не соответствует месту, занимаемому его аллелем у другого вида, то поведение этого гена будет зависеть прежде всего от типов хромосомных перестроек, которые будут происходить у гибридов F_1 и у некоторых форм из дальнейших поколений в результате перекреста в гомологичных частях перестроенных хромосом (Müntzing, 1934; Костов, 1935, 1936; Свешникова, 1936). Даже работы исследователей доменделевского периода представляют с этой точки зрения некоторый интерес. Кёльрейтер, Гертнер, Сажрэ, Фоке и в особенности Нодэн нашли, что в потомстве частично плодовитых гибридов

наблюдается большое разнообразие форм и тенденция возврата к родительским видам, причем в этих процессах не удается установить каких-либо правильностей. Это же явление неоднократно подчеркивал Дарвин. Иногда, однако, промежуточный тип сохраняется и в последующих поколениях (Вихура). Высказанное позже некоторыми исследователями предположение, что расщепление в потомстве межвидовых гибридов не следует законам Менделя, основывалось на наблюдениях этого рода. Работы по гаметогенезу у межвидовых гибридов, однако, показали, что причиной подобного «дикого» (как его назвал Нодэн) расщепления являются ненормальности в мейозисе межвидовых гибридов. Они зависят от неправильностей мейозиса у гибридов, обусловленных главным образом: 1) структурными различиями в хромосомах родительских видов и 2) различиями в числе хромосом у этих видов. Ожидаемое отношение типов в F_2 не получается вследствие: 1) возникновения гамет с: а) различными числами хромосом и б) несущих хромосомы с измененной структурой; 2) отмирания большого числа гамет; 3) устранения гамет в процессе избирательного оплодотворения и 4) отмирания зигот. В последующих поколениях, полученных от межвидовых гибридов, находят значительно больше «константных» (т. е. гомозиготных) форм, чем следовало бы ожидать в потомстве столь гетерозиготных гибридов F_1 на основании менделевской схемы. Подобное поведение потомков межвидовых гибридов не представляет более загадки и ни в коей мере не опровергает законов Менделя. Они очень легко и просто объясняются, если принять во внимание громадное число летальных гамет и зигот (вероятнее всего, чрезвычайно гетерозиготных) и слабый рост пыльцевых трубок множества различных, плохо сбалансированных генотипов (избирательное оплодотворение). Большая часть «перекомбинаций» отсеивается в гаплоидной фазе в силу своей высокой «дисгармоничности» (летальности), и таким образом выживает лишь очень ограниченное число комбинаций. Большое число гамет отсеивается в результате соревновательного роста пыльцевых трубок в силу того, что пыльцевые трубки со спермиями с менее гармоничной генетической конституцией растут медленнее, чем трубки, несущие спермии с лучше сбалансированной генетической конституцией. Всеми этими явлениями и объясняется элиминация сильно гетерозиготных выщепенцев. Эти кажущиеся на первый взгляд исключения из законов Менделя оказываются при тщательном изучении подтверждающими эти законы. Полностью плодовитые гетерозиготы F_2 или дальнейших поколений расщепляются нормально, следуя законам Менделя.

Формы, возникающие от видовых гибридов, часто имеют реконструированные хромосомы и гибриды, полученные от скрещивания таких форм с родительскими видами, обнаруживают неправильности в мейозисе типа структурных гибридов и оказываются лишь частично плодовитыми или бесплодными.

Формы (тип В), полученные от видовых гибридов (A $\times$ B) путем возвратного скрещивания или в результате самоопыления и дальнейшего расщепления и имеющие один или несколько признаков одного из родительских видов (A) на фоне другого вида (B), могут быть полностью плодовитыми и, если они гетерозиготны по одному или нескольким генам, то может иметь место менделевское расщепление. Однако подобные формы могут нести одну или несколько реконструированных хромосом. Следовательно, при скрещивании их

даже с родительским видом (В), с которым они имеют сходство, возникают структурные гибриды иногда с пониженной плодовитостью, причем расщепление признаков, привнесенных другим родительским видом (А), не будет следовать законам Менделя (пример: особенность ржи «опушенность основания колоса» на фоне пшеницы).

Подобное поведение производных видовых скрещиваний необходимо учитывать при исследовании поведения генов одного вида при перенесении их на фон другого вида. Другими словами, правильнее было бы производить генетический анализ и принимать наличие «факторов-модификаторов» только в тех случаях, когда гибриды между родительским видом (В) и производными (типа В) не являются «структурными гибридами». Это обстоятельство необходимо было бы также принимать во внимание в тех случаях, когда делается попытка перенести ценную практическую особенность одного вида (А) на фон другого вида (В), так как дериваты (типа В), обладающие полезной особенностью другого вида (А), одновременно могут получить реорганизованные хромосомы и при скрещивании их с разновидностями вида В, гибриды (типа В $\times$ В) могут оказаться «структурными» и характеризоваться пониженной плодовитостью. Следовательно, те формы производных типа В будут более ценными, которые будут давать нормальные (не «структурные») гибриды при скрещивании их с разновидностями вида В.

7. Мутации и изменения числа хромосом в результате межвидовой гибридизации: а) мутации; б) полиплоидия; в) гетероплоидия; г) структурные изменения

Соматические мутации нередко обнаруживались у F_1 гибридов чаще, нежели у родительских видов. Точно так же удвоение числа хромосом в клетках сомы наблюдается более часто у F_1 гибридов и цитогенетически сходных с ними гаплоидов, нежели в клетках сомы «чистых» видов (Костов, 1938). Гаметическое удвоение числа хромосом (выпадение редукционного деления) весьма распространено у большинства видовых гибридов и очень редко наблюдается у «чистых» видов. В особенности часто это явление наблюдается у высоко бесплодных F_1 гибридов.

Неправильности мейозиса у видовых гибридов приводят к образованию гамет с различными числами хромосом. У некоторых гибридов часть таких гамет оказывается жизнеспособной и дает начало гетероплоидным растениям. Иногда такие гетероплоидные растения можно получить в гомозиготном состоянии, причем образуются формы видового порядка, как, например: *Viola Kataibeliana nana* (n = 24) $\times$ *V. tricolor* (n = 13) = *Viola arvensis* (n = 17), (J. Clausen, 1932).

Виды, как мы знаем, генетически отличаются друг от друга в отношении ряда генов. Точно так же структурно они разнятся в отношении распределения генов в хромосомах (транслокации, инверсии, дупликации и т. д.), Они отличаются также и по числу хромосом. У видовых гибридов с частично гомологичными хромосомами, характеризующимися наличием дислоцированных сегментов, в результате образования в них хиазм возникают новые хромосомные перестройки, приводящие к возникновению новых кариотипов. Эти новые формы возникают благодаря новым комбинациям генов и новому их расположению в хромосомах (структурные изменения в хромосомах), часто

сопровождающемуся явлением эффекта положения (position effect), которое зависит от положения генов в хромосомах по отношению друг к другу и по отношению к гетерохроматиновым (инертным) участкам хромосом. Следовательно, образование хиазм у видовых гибридов обусловливает: 1) рекомбинации генов и 2) новые хромосомные перестройки, которые приводят к возникновению новых форм, а иногда и новых кариотипов. Последнее может иметь место при скрещивании двух разновидностей с дислоцированными сегментами независимо от того, происходят ли они из одной и той же местности, или из двух географически совершенно различных областей. Такие межрасовые гибриды могут иметь: 1) неправильный мейозис, вызванный структурным изменениям хромосом; 2) пониженную плодовитость и 3) анормальное расщепление в последующих поколениях, т. е. обладать всеми особенностями видовых гибридов. Подобное явление весьма распространено среди видовых и расовых гибридов в дарвиновском смысле.

Клаусен, Кек и Хизей (Clausen, Keck and Hiesey, 1937) недавно описали полностью плодовитые гибриды, полученные от скрещивания двух экотипов *Hemizonia Parryi* с 11 и 12 гаплоидными хромосомами. Все растения второго поколения этих гибридов были «здоровы и очень хорошо развиты, обнаружив расщепление по признакам внешнего вида и опушенности». Авторы указывают, что «этот случай является единственным известным примером..., когда гибридизация двух таких форм не вызвала частичного бесплодия у гибридов F_1 и более или менее несбалансированного и ослабленного потомства в F_2» (стр. 1210). В настоящее время возможны два объяснения подобного поведения гибридов.

1) экотип с 12 гаплоидными хромосомами в действительности имеет только 11 хромосом плюс одну инертную хромосому, следовательно, наличие дополнительной хромосомы не так существенно для жизнеспособности организма. Инертные хромосомы иногда наблюдались у *Zea*; их наличие возможно также у *Secale*. Рандольфу (1928) удалось сконцентрировать у *Zea* до 25 таких инертных (гетерохроматиновых) В-хромосом без видимого нарушения наследственного поведения или изменения жизнеспособности и морфологии растений (Костов, 1938).

2) Экотип с 12 хромосомами, вероятно, является сбалансированным анеуплоидом, образующим жизнеспособные диплоиды ($2n = 22$) и трисомики ($2n + 1 = 23$), причем оба последние типа оказываются полностью плодовитыми.

Изменения в строении инертных (гетерохроматиновых) хромосом точно также не лишены значения; такие хромосомы могут конъюгировать у видовых гибридов с гетерохроматиновыми участками эухроматиновых хромосом и дать начало полугетерохроматиновым хромосомам, которые могут играть важную роль в филогении растений и животных.

Различные типы перестроек хромосом у структурных гибридов, (включая и видовые гибриды), возникающие в первом или последующих поколениях, приводят к образованию гомозиготных анеуплоидных форм. Ослабление гомологичности хромосом у видовых гибридов понижает их способность к конъюгации и образованию хиазм. В подобных случаях может иметь место конъюгация гетерохроматиновых участков негомологичных хромосом с последующим

обменом частями хромосом. Это явление точно также должно приводить к некоторым изменениям в строении хромосом.

Одним из наиболее общих типов изменений хромосом у видовых гибридов являются изменения типа эуплоидии. Удвоение числа хромосом — очень частое явление; оно может иметь место как у гибридов F_1, так и в последующих поколениях. В последнем случае оно может быть связано с появлением анеуплоидных форм (Костов, 1931).

Формы, возникающие в результате удвоения числа хромосом у F_1 гибридов, более жизнеспособны, нежели те, которые образуются таким же путем от анеуплоидных форм последующих поколений. Многие виды в природе возникли, благодаря удвоению хромосомного набора у гибридов F_1, и прошли через естественный отбор.

Точно также имеются случаи, когда в результате межвидовой гибридизации возникают формы, у которых некоторые геномы родительских видов удвоены, другие же полностью элиминированы. Наилучшими примерами этого рода являются: 1) плодовитые пшенично-ржаные гибридные формы с 28 соматическими хромосомами (Лебедев, 1932) и 2) плодовитые формы *Triticum vulgare-monococcum* с 28 соматическими хромосомами (Костов, 1935, 1936).

ЧАСТЬ II

РОЛЬ ОТДАЛЕННЫХ СКРЕЩИВАНИЙ В ФИЛОГЕНИИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

8. Проблема вида в свете исследований по межвидовой и межродовой гибридизации

При оценке межвидовой гибридизации с эволюционной точки зрения необходимо учитывать два момента, а именно: а) изменчивость организмов, возникающую под влиянием этого фактора, и б) возможность их выживания в «борьбе за существование».

Гибридизация и, в особенности, гибридизация видов и родов, как фактор, обусловливающий наследственную изменчивость организмов, была высоко оценена большинством выдающихся натуралистов, как Линней, Паллас, Декандоль, Дарвин, Кернер, Шмальгаузен, Лотси и др. Линней (1760) в его «Disquisitio de sexu plantarum» (удостоенной премии С.-Петербургской Академии Наук) по этому поводу пишет: «Нельзя подвергнуть с о м н е н и ю существование новых видов, возникших вследствие гибридизации...» «Отсюда, повидимому, следует сделать тот вывод, что многие виды растений одного и того же рода могли быть представлены единственным растением и возникли от этого гибридного поколения». Эта идея Линнея, выдвинутая им по отношению к растительному миру, была перенесена Палласом (1780) на животное царство. В широкой мере она была использована также Дарвином в его теории происхождения видов. Однако большее эволюционное значение Дарвин приписывал не этому типу изменчивости, а изменчивости индивидуальной. Исключительно большую роль гибридизации защищал и Кернер, и его последователь Лотси. Последний, как известно, всю эволюцию сводил к влиянию одного этого фактора, придавая чрезвычайно большое значение всем изменениям, возникающим в результате гибридизации. Основная ошибка Лотси заключалась в отрицании им мутационной изменчивости и изменчи-

вости под влиянием изменений, возникающих в хромосомах под воздействием среды, но без участия гибридизации. Теперь мы хорошо знаем, что Лотси учитывал лишь одну сторону проблемы эволюции.

Изменения, возникающие или могущие возникнуть в результате отдаленной гибридизации, относятся к следующим типам: а) новые рекомбинации; б) хромосомные перестройки у структурных гибридов в широком смысле слова, включая сюда гибридов с частично гомологичными хромосомами, а также формы с полным отсутствием конъюгации, в) эффект положения (position effect) (включая и взаимодействие активных и инертных участков хромосом), г) гетероплоидия (вместе со вторичной полиплоидией); д) полиплоидия и е) генные мутации. Все эти типы изменений были достаточно широко рассмотрены в предыдущем изложении, и мы не будем здесь к ним возвращаться. Было также показано, что частота возникновения мутаций при отдаленных скрещиваниях гораздо выше, чем у родительских видов (Иванов, Бельговский, Костов). Этот факт имеет существенное значение, поскольку наряду с рекомбинациями генов, изменениями хромосом и дупликациями целых хромосом или их сегментов частота мутационных изменений у видовых гибридов также повышается.

Изменчивость организмов, экспериментально вызываемая при видовых скрещиваниях, точно также существует и в природе, поскольку скрещивания между видами наблюдаются очень часто, в естественных условиях.

Коккейн и Аллан (Cockayne and Allan, 1934) приводят список, включающий 440 групп естественных гибридов Новозеландской флоры; в большинстве случаев гибридная природа этих форм не подлежит сомнению (Allan, 1937; Allan, 1928, 1929, 1931). Эти гибриды охватывают 416 видов, относящихся к 73 родам и 43 семействам; в сумме они составляют около 20 процентов всей Новозеландской флоры. Эти авторы приводят несколько случаев межродовых бесплодных гибридов, обнаруженных в природе. Более двадцати гибридов было описано Бломом (Blom, 1936) для флоры Швеции. Последний указывает, что некоторые из этих гибридов образуют абортивную пыльцу.

Ряд естественных гибридов в роде *Tradescantia* был описан Андерсоном и Вудсоном (Anderson and Woodson, 1935). Андерсон и Сакс (Anderson and Sax, 1936) подробно описали популяцию гибридов, возникших от скрещивания *T. caniculata* и *T. humilis*. Шесть видовых гибридов были описаны Веймарком (Weimarck, 1934) у *Cliffortia*. Эти гибриды представлены одним или очень немногими образцами и, повидимому, все являются стерильными, с абортивной пыльцей и деформированными рыльцами.

Четыре различных межродовых гибрида от скрещивания *Gaultheria* и *Pernettya* были описаны Буртом и Хиллом (Burt and Hill, 1935). Естественные гибриды у *Solanum* и *Festuca* были найдены Нильсоном (Nilson, 1935) и Ульманом (Ullman, 1936). Шесть межродовых гибридов между *Celsia* и *Verbascum* были описаны Мурбеком (Murbeck, 1930). Естественные плодовитые гибриды между *Aegilops* и твердой пшеницей, найденные Перротом (Perrot), были описаны Ломонтом (Laumont, 1933).

Естественные гибриды между пшеницей и рожью очень часто находились в районе Саратова. Межвидовые гибриды между видами *Triticum vulgare* и *Tr. durum* очень часто можно обнаружить в Бол-

гарии, где они приводят к «вырождению» культурных сортов (Ив. Иванов) и т. д.

Большое число видовых гибридов в природе, являющихся плодовитыми полностью или частично, образуют все типы изменений, рассмотренных в предыдущем изложении. Межвидовая гибридизация весьма содействует возникновению разнообразия и в значительной степени является причиной полиморфизма некоторых видов и бесконечной градации разновидностей, представляющих собой естественные переходы между некоторыми видами (Cockayne и Atkinson, 1926; Burtt and Hill, 1935; Levyns, 1934, 1935; Melderis, 1931; Oliver 1929, 1935).

Соматические изменения у видовых гибридов в естественных условиях (т. е. химеры) были описаны многими исследователями. У гибрида *Nothofagus fusca* × *N. Solanderi* была найдена стеблеобразная ветвь с листьями, характерными для *fusca*; этот случай рассматривается Алланом (Allan, 1929, 1931), как пример соматического расщепления. Коккейн и Аллан (Cockayne and Allan, 1934) замечают, что некоторые растения *Olearia* образуют несколько листьев, типичных для *O. virgata*, другие же несут листья, типичные для *O. divaricata*, а также промежуточные между этими формы.

В е р о я т н о с т ь в ы ж и в а н и я р а с т е н и й, и з м е н е н н ы х в р е з у л ь т а т е о т д а л е н н ы х с к р е щ и в а н и й. Мы говорим о «вероятности» лишь потому, что точные опыты подобного рода весьма скудны. Однако мы имеем такие о п ы т ы в самой природе. К сожалению, попытки экспериментального исследования этого вопроса точно также весьма ограничены.

Доказательства возможности выживания гетерозигот и вновь возникающих рекомбинационных типов принадлежат ряду авторов, разработавших этот вопрос чисто математическим путем (Fischer, Haldane, Wright и др.). Выживание частично плодовитых и бесплодных гибридов зависит от их способности к вегетативному размножению (*Salix*). Гибридная мощность таких растений должна была играть важную роль. Частично плодовитые и бесплодные видовые гибриды и производные генеративным путем размножающихся растений должны рассматриваться, как переходные формы, от которых могут возникнуть новые плодовитые формы с большими шансами на выживание. Лучшими примерами этого рода являются аллополиплоидные виды и вторичные полиплоиды. Вторичные полиплоиды и гетерополиплоиды вроде экспериментально полученных у *Viola* (Clausen, 1932) встречаются в природе и в других родах [*Pomoideae*, (Darlington), 1932)]. Приведенные примеры делают возможным допущение, что некоторые из анеуплоидных видов, относящиеся к многим родам, произошли в результате межвидовой гибридизации. Аллополиплоидные виды: *Nicotiana tabacum* (Clausen, 1927; Костов 1931, 1933, 1938); *Galeopsis Tetrahit* (Müntzing, 1930); *Spartina Townsendii* (Huskins, 1931); американский *Phleum pratense* (Gregor and Sansome, 1930); *Prunus domestica* (Rybin, 1936); *Aesculus carnea* (Hoar, 1927); *Nicotiana rustica* (Goodspeed, 1934; Костов, 1936); *Penstemon neotericus* (J. Clausen, 1933); *Agropyrum acutum* (Simonet, 1934) и многие другие; такие же формы возникли в результате межвидовой гибридизации и удвоения числа хромосом.

Частично плодовитые, экспериментально полученные от F_1 гибридов аллополиплоиды с аллосиндетическим или частично аллосиндетическим мейозисом, расщепляются и дают начало формам с раз-

личной степенью плодовитости. Из таких аллополиплоидов можно отобрать в нескольких поколениях совершенно плодовитые аллополиплоиды, которые могут выжить в борьбе за существование. «Расщепление» таких аллополиплоидов является одним из главнейших факторов в образовании разновидностей в пределах вновь формирующихся «аллополиплоидных видов». Соответственно с этим аллополиплоиды, возникающие от видовых гибридов первого поколения с аллосиндетической конъюгацией хромосом (полной или частичной), должны повести к большому полиморфизму вида. Напротив, аллополиплоиды, возникающие также от видовых гибридов F_1, но с не конъюгирующими хромосомами (асиндетический мейозис) дадут до крайности однообразные виды.

Полиморфный вид (P) с большим количеством разновидностей скрещивается с другими видами с большей легкостью по сравнению с мономорфным видом (M). Если некоторые разновидности (P_1, P_2, P_3, P_4) первого не скрещиваются с третьим видом (X), то может оказаться, что различные другие его разновидности (P_5, P_6 и т. д.) все же с видом X скрещиваются. В то же время, если виды M и X оказываются неспособными к скрещиванию, то вид M остается и далее изолированным от вида X. Эта закономерность была подтверждена многими исследователями, начиная с Кёльрейтера.

Аллополиплоиды, по отношению к соответствующим F_1 гибридам, не являются структурами с простым удвоением чисел хромосом. Они представляют собой новые системы с новым поведением, несколько иным химическим строением (по крайней мере, в количественном отношении), и частота мутирования различных генов должна здесь отличаться от таковой у родительских видов.

Полиплоидия, и в особенности аллополиплоидия, являющаяся предметом нашего обсуждения, имеет ограниченное значение в эволюции. Многие аллополиплоиды, и особенно те из них, которые обладают большими числами хромосом, оказываются менее жизнеспособными по сравнению с F_1 гибридами, а иногда — и исходными видами. Аллополиплоиды с очень большими числами хромосом оказываются карликами. В природе известно лишь несколько видов с 200 хромосомами, и они, действительно, менее жизнеспособны, чем виды тех же родов с меньшими числами хромосом. Многохромосомные аллополиплоиды едва ли успешно конкурируют в борьбе за существование с видами, обладающими меньшими числами хромосом. Числа хромосом подсчитаны приблизительно у 2500 видов. На основании этих данных можно получить некоторое представление в отношении выживания форм в зависимости от числа хромосом. Гаметические числа хромосом у исследованных к настоящему времени видов обыкновенно колеблются от 3 до 100. Около 400 видов из общего количества 2500 имеют 12 гаметических хромосом, около 350 видов имеют 8 хромосом, приблизительно у 250 видов имеется 7 хромосом и около 180 видов имеют 9 гаметических хромосом. Число видов с числом хромосом от 40 до 100 приблизительно равно 50 из общего количества 2500 исследованных видов (Fernandes, 1931; Darlington, 1937). Некоторые из растений с 12 и 8 хромосомами рассматривались также, как полиплоиды. Таким образом вышеприведенные данные с несомненностью показывают, что большое увеличение числа хромосом влечет за собой понижение жизнеспособности, а следовательно, и выживаемости в борьбе за существование.

Специальный тип аллополиплоидии представляют собой 28-хро-

мосомные аллополиплоиды типа плодовитых пшенично-ржаных гибридов, полученных от скрещивания *Triticum vulgare* (n = 21) × *Secale cereale* (n = 7) (Lebedeff, 1932) и *Tr. vulgare* (n = 21) × *Tr. monococcum* (n = 7) (Костов, 1935). Этот тип аллополиплоидных гибридов при возникновении в природе имеет бо́льшие шансы на выживание, так как они полностью плодовиты, и число их хромосом не превышает числа хромосом того из родительских видов, который имеет их больше.

Вызываемые межвидовой гибридизацией различные типы наследственных изменений, как-то: рекомбинации, структурная гибридность, анэуплоидия, мутации и, вероятно, аллополиплоидия, сопровождающиеся элиминацией некоторых геномов, имеют не менее эволюционное значение по сравнению с ортополиплоидией.

Вполне вероятно, что у возникших благодаря отдаленной гибридизации новых форм частота мутирования различных генов, направление генных мутаций и изменения в структуре хромосом не являются идентичными тем, которые возникают у родительских видов.

Наследственные изменения, возникающие вследствие гибридизации, и в особенности отдаленной гибридизации, являются с эволюционной и практической точек зрения более действенными, чем те, которые возникают в результате мутаций генов — без участия гибридизации. Тем не менее, нет никаких сомнений в том, что генные мутации представляют собой тот тип изменений, который приводит к образованию совершенно новых особенностей.

Еще в самом начале мы указывали на невозможность провести иногда резкую грань между видовыми и расовыми гибридами; поэтому большинство общих положений, установленных для видовых гибридов, в равной степени справедливо и по отношению к расовым гибридам.

9. Межвидовая и межродовая гибридизация и селекция

Наилучший знаток вопроса о происхождении культурных растений Н. И. Вавилов определяет селекцию, как эволюцию, направляемую человеком. Иначе говоря, человек использует существующие в природе вариации, применяя индивидуальный отбор и намеренно получая новые изменения для искусственного отбора. Следовательно, все, о чем говорилось в последнем разделе (8), имеет отношение и к селекции. Существующий до сих пор простейший способ выведения новых сортов культурных растений заключается в отборе из существующих природных популяций желательных форм и в их размножении. Несколько «более сложный», широко используемый, метод заключается в отборе из популяции, полученной путем скрещивания сортов (реже путем скрещивания близко родственных видов), характеризующихся теми особенностями, которые желательно сочетать в одном единственном растении. Подобный метод работы с успехом применялся на протяжении последних двух десятилетий. Популяции, возникающие при межвидовых скрещиваниях, т. е. все те наследственные изменения, которые были рассмотрены в предыдущих главах, не были использованы для целей селекции в широких размерах, независимо от того, характеризовались ли отдаленные виды определенными признаками, которые для практических целей было бы желательно скомбинировать в одном растении.

Оценивая большие трудности, которые возникают перед гибриди-

затором в деле сочетания в одной форме полезных особенностей одного вида с таковыми другого вида, нам представляется, что такая работа должна быть сконцентрирована в высоко квалифицированных учреждениях, в которых, надо полагать, эта проблема может быть разрешена скорее, нежели в том случае, если она будет разверстана по целому ряду мелких опытных станций и опытных полей. Нам кажется, что в этом последнем случае большая часть времени и сил будет потрачена напрасно и не даст желаемых результатов. При обсуждении проблемы межвидовой гибридизации и использования ее достижений с практической целью необходимо проводить различие между растениями и гибридами, размножающимися вегетативно (черенкование, клубни и т. п.) и семенами. Последние могут быть использованы с практической целью лишь в случае высокой гомозиготности; первые же могут быть бесплодны или плодовиты, гетерозиготны или гомозиготны, но их использование решается исключительно практическими свойствами. Это обстоятельство делает гораздо более легким использование в растениеводстве тех форм, которые возникают от видов, размножающихся вегетативным путем, по сравнению с теми, которые возникают от видов, размножающихся при посредстве семян. Лучшим примером этого рода служат сорта сахарного тростника, полученные в результате межвидовой гибридизации Бремером (Bremer). Удачные результаты были получены также в опытах с фруктовыми деревьями (яблони, груши, сливы, вишни, виноград и т. д). Мичурин, например, за 60 лет работы с плодовыми деревьями получил 36 культурных сортов яблонь и 24 сорта вишен. Многочисленные сорта картофеля были получены в короткий срок селекционерами СССР также в результате межвидовой гибридизации.

Однако наиболее важные сельскохозяйственные культуры вроде пшеницы, риса, кукурузы, ячменя, ржи (все злаки), хлопка, льна, сахарной свеклы и др. размножаются семенами. Еще Кёльрейтер (1772) указывал на те трудности, которые возникают при выведении желательных для сельского хозяйства сортов при помощи отдаленной гибридизации. Он впервые предложил скрещивать с практической целью и получать гибридное потомство (F_1) от форм *Nicotiana glutinosa* — *N. tabacum*. С тех пор предпринимались бесчисленные попытки выведения хороших сортов путем комбинирования особенностей различных видов, однако полученные до сих пор результаты далеко не удовлетворительны. Среди злаков были выведены следующие сорта: пшеница «Hope» Mc Fadden; сельскохозяйственная опытная станция в штате Миннесота, США: пшеницы «Marquillo» и «Thatcher» (полученные от скрещивания мягкой и твердой пшениц); несколько сортов получено от ржано-пшеничных гибридов и от гибридов мягкой и твердой пшениц на Саратовской станции. Большинство из этих сортов занимает, однако, весьма ограниченные площади.

Наибольшими препятствиями, тормозящими использование метода отдаленной гибридизации в селекции, являются следующие: 1) трудность получения видовых и родовых гибридов; 2) высокая стерильность видовых гибридов и их потомства; 3) непоявление желаемых комбинаций, вследствие: а) отсутствия конъюгации хромосом в мейозисе и б) нежизнеспособности таких комбинаций; 4) выращивание недостаточного числа особей в последующих поколениях; 5) сильная гетерозиготность и дальнейшее расщепление именно тех, наиболее сильных и жизнеспособных, форм с желательными признаками, ко-

торые селекционеры обычно отбирают в ближайших поколениях. Первые три вопроса были подробно рассмотрены в предыдущем изложении; поэтому здесь мы ограничимся некоторыми замечаниями применительно к двум последующим положениям.

Селекционер должен привлекать метод межвидовой гибридизации для передачи одного или нескольких признаков одного вида или рода другому лишь в тех случаях, когда эти признаки не содержатся в пределах вида (у других сортов).

При попытке перенести желаемую особенность вида В на фон вида А, гибрид F_1 — АВ должен возвратно скрещиваться с исходным видом А один или несколько раз, в зависимости от природы комбинируемого признака. В каждом случае должны отбираться типы А, имеющие в то же время и особенность В. В большинстве случаев вопрос разрешается простым перенесением особенности В на основу растения А, даже в том случае, если это растение с хозяйственной точки зрения не является наилучшим. Следующий этап, как и в случае сортовых скрещиваний, заключается в сочетании этого признака с другими ценными хозяйственными особенностями А. Учитывая все трудности комбинирования видовых особенностей, мы рекомендуем и этот, сравнительно длинный, но все же обещающий путь вместо того, чтобы рисковать всей работой.

Важность разработки методов, позволяющих сочетать в одном растении желательные особенности обособившихся видов или родов, не требует особых обоснований.

Цитогенетики последовательно идут по пути преодоления препятствий, которые встречаются в работе селекционеров при попытках выведения новых форм путем сочетания в одном сорте особенностей разных видов и родов. Многое в этой области уже сделано, но впереди все еще стоят большие трудности, которые должны быть преодолены в ближайшем будущем.

Разрешение генетической проблемы «комбинирования полезных признаков различных видов или родов в одном растении» зависит от успешного разрешения ряда биологических вопросов. Со времени Кёльрейтера (1761) была проделана громадная работа; однако цитогенетические методы, в особенности интенсивно используемые в течение последнего десятилетия, дали наиболее плодотворные результаты. Теперь нам ясны пути, по которым должны итти дальнейшие исследования. Однако одни методы цитологии не в состоянии разрешить все перекрещивающиеся здесь проблемы биологии. На помощь им должны придти методы исследования смежных биологических дисциплин — физиологии, биохимии, биофизики, иммунологии.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
19. IV. 1938.

ЛИТЕРАТУРА *

[1] Гансен Н. Е., Селекция плодовых культур в СССР и США, ОГИЗ, Москва, 1937.
[2] Карпеченко Г. Д., Теория отдаленной гибридизации, Теор. основ. селекции, 1; 293—254, 1935.
[3] Кёльрейтер, Уведомление о разведении нового табака с красными цветами с описанием оного, Труды Вольного эконом. о-ва, XX, 1772.
[4] Костов Д., Биология на Калуса, Соф. Универс., Агр. факульт., 1929/30.

* Дальнейшую литературу по этому вопросу можно найти в работах: 2, 5, 7, 32, 34, 63, 73, 81, 83, 89, 102, 106, 130.

[5] Костов Д., Генетика и цитология рода *Nicotiana*, Краснодар.
[6] Мичурин И. В., Итоги шестидесятилетних работ, Москва, 1936.
[7] Шмальгаузен И., О растительных помесях, С. П. Б., 1874.
[8] Abderhalden Emil, Die Abderhaldensche Reaction, II Auflage der Abwehrfermente, Berlin, 1922.*
[9] Allan H. H., A List of supposed wild hybrids among the naturalized plants of New Zealand, N. Z. Jour. Sci. a. Tech., II, 255—261, 1929.
[10] Allan H. H., The significance of hybridism in the New Zealand flora, Rep. 20-th Meeting Austr. a. N. Z. Ass. Ad. Sc. 20 : 429—477, 1931.
[11] Allan H. H., Wild species hybrids in the phanerogams, Bot. Rev., 3 : 593—615, 1937.
[12] Anderson E. and Sax K., A cytological monograph of the American species of *Tradescantia*, Bot. Gaz., 97 : 433—476, 1936.
[13] Anderson E. and Woodson R. E., The species *Tradescantia* indigenous to the United States, Contr. Arn. Arb., № 9 : 1—132, 1935.
[14] Baltzer F. Die Chromosomen von *Strongilocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*, Arch. Zellfor., 2 : 549—627, 1909.
[15] Baltzer F., Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei *Echinodermen* — Bastarden, Arch. f. Zellf, 5 : 497—621, 1910.
[16] Bataillon E, Les mitoses d'activation simple dans les croisements chez les batraciens, Comp. Rend. Acad. Sci., Paris, 185 : 1242—1244, 1927.
[17] Belgovsky M. L., The influence of the hybridization on the mutation frequency, of the gene white in *Drosophila simulans*. Compt. Rend. Acad. Sci. of USSR. 4 : 103—112, 1934.
[18] Blom G., Bidrag till kännedomen om Sveriges adventiflora II & III.— Meddel, från Göteborgs Bot. Trädgård, 8 : 169—188, 1933; 11 : 159—182, 1936.
[19] Boyes J. W. and Thompson W. P., The development of the endosperm and embryo in reciprocal interspecific crosses in *Cereals*, Journ. Genet., 34 : 203—227, 1937.
[20] Bradley R., New improvements of planting and gardening, both philosophical and practical, London, 1717.
[21] Burbank L., His methods and discoveries and their practical application, 12 volumes, 1914.
[22] Burtt B. L. and Hill A. W., The genera *Gaultheria* and *Pernettya* in New Zealand, Tasmania, and Australia, Journ. Linn. Soc. Bot., 49 : 611—644, 1935.
[23] Camerarius R. J., De Sexu plantarum epistola (Ueber das Geschlecht der Pflanzen, 1899, № 105, Klassiker der exakt. Wiss.), 1694, 1696.
[24] Clausen J., Inheritance and synthesis of Melanium violets, Proceed. 6-th Intern. Congress in Genetics, 2 : 346—349, 1932.
[25] Clausen J. Cytological evidence for the hybrid Origin of *Penstemon neotericum* Keck, Hereditas 18 : 65—76, 1933.
[26] Clausen J., Keck D. D. and Hiesey W. M., Experimental taxonomy, Carnegie Instit. of Wash. Year Book, № 36 : 209—214, 1937.
[27] Clausen R. E., Interspecific hybridization and the origin of species in *Nicotiana*, Zeit. ind. Abst. Vererb., 46 : 25, 1927.
[28] Clausen R. E., Interspecific hybridization and the origin of species in *Nicotiana*, Verhandl. V Intern. Kongress Vererbungswiss. in Berlin, 1927, 2 : 547, 1928.
[29] Cockayne L. and Allan H. H., An annotated list of groups of wild hybrids in New Zealand flora, Ann. Bot., 48 : 1—55, 1934.
[30] Cockayne L. and Atkinson E., On the New Zealand wild hybrids of Nothofagus, Genetica, 8 : 1—43, 1926.
[31] Crane M. B. and Lawrence W. J. C., The genetics of Garden Plants, London, 1934.
[32] Darlington, Recent advances in cytology, London, I and II ed., 1932, 1937.
[33] Darwin Ch., The origin of species, London, 1859.
[34] Darwin Ch., The variation of animals and plants under domestication, London, I ed., 1868; II ed., 1872.
[35] East E. M., Self-sterility. Bibliogr. Genetica, 5 : 331—369, 1929.
[36] East E. M., Genetic reactions in *Nicotiana*. I. Compatibility, Genetica, 20 : 403—413, 1935.
[37] Fairchild T., The City Gardener, London, 1722.
[38] Fernandes A., Estudios nos Cromosomas das *Liliáceas e Amarilidáceas*, Bol. Soc. Brot. (Coimbra), 7 : 1—122, 1931.
[39] Focke W. O., Die Pflanzen Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse, Berlin, 1881.

* Further literature on this subject can be found in the publications: 2, 5, 7, 32, 34 63, 73, 81, 83, 89, 102, 106, 130.

[40] Gärtner C. F., Over de Voortteling van Bastard-Planten. Eene Bytrage tot de Kennis van de Bevruchting der Gewassen, Haarlem, 1838.
[41] Gärtner C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse und über natürliche und künstliche Befruchtung durch eigenen Pollen, Stuttgart, 1844.
[42] Gärtner C. F., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, Stuttgart, 1849.
[43] Godron D., De l'hybridité dans les végétaux, Nancy, 1844.
[44] Godron D., Nouvelles expériences sur l'hybridité dans le règne végétal, Mem. Acad. Stanislas, 1863.
[45] Goldschmidt R., Physiologische Theorie der Vererbung, Berlin, 1927.
[46] Goodspeed T. H., *Nicotiana* phylesis in the light of chromosome number, morphology and behaviour, Univ. Calif. Publ. Bot., 17:369—398, 1934.
[47] Gregor J. W. and Sansome F. W., Experiments on the genetics of wild populations II. *Phleum pratense* L. and the hybrid *Ph. pratense* × *Ph. alpinum*, Journ. Genet,, 32:373—387, 1930.
[48] Harland S. G., Haploids in Polyembr onic seeds of Sea Island Cotton, 27:229—231, 1936.
[49] Hoar C. S., Chromosome studies in *Aesculus*, Bot. Gaz., 84:156—170, 1927.
[50] Hollingshead L., A lethal factor in *Crepis* effective only in an interspecific hybrid, Genetics, 15:114—140, 1930.
[51] Huskins C. L., The origin of *Spartia Townsendii*, Genetica, 12:531—538, 1931.
[52] Isle de L', De l'hybridization chez les Amphibies, Ann. de Sci. Nat., 17, 1873.
[53] Katayama J., Crossing experiments in certain cereals with special reference to different compatibility between the reciprocal crosses, Mem. Coll. Agric. Kyoto. Imp. Univ., № 27:1—75, 1933.
[54] Kendall J., Histological and cytological studies of stems of plants injected with certain chemicals. Diss. Univ. Sofia, 1930.
[55] Kendall J., The structure and development of certain *Eriophyid* galls, Zeitschr Parasitkd., 2:477—501, 1930.
[56] Kerner A., Können aus Bastarden Arten werden, Oesterr. Bot. Zeitschr., XXI, 1871.
[57] Kihara H. and Nishiyama J., Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, Jap. Jour. Bot., 6:246—305, 1932.
[58] Kölreuter J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, Leipzig, 1761.
[59] Kölreuter J. G., Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, Leipzig, 1763.
[60] Kölreuter J. G., Zweite Fortzetzung der vorläufigen Nachricht, Leipzig, 1764
[61] Kölreuter J. G., Dritte Fortsetzung der vorläufigen Nachricht..., Leipzig, 1766.
[62] Kostoff D., Studies on callus tissue, Amer. Journ. Bot., 15:565—576, 1928.
[63] Kostoff D., Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids, Genetica, Holland, 12:33—139, 1930.
[64] Kostoff D., Tumors and other malformations on certain *Nicotiana* hybrids, Zentralbl. f. Bakter. usw., Bd. 81:244—260, 1930.
[65] Kostoff D., A chromosomal chimera in tobacco (Somatic non-disjunction and doubling of chromosomes in a *Nicotiana* hybrid), Journ. Hered., 21:445—448, 1930.
[66] Kostoff D., Sterility, transplantation and immunity, Zeml. Misal. Vol. I, № 3:35—38, 1931.
[67] Kostoff D., Proteinreaktionen und Tumorbildungen, Zeitschr. Krebsforsch., 34:65—79, 1931.
[68] Kostoff D., A fertile triple hybrid *Nicotiana tabacum* × (*N. sylvestris* × *N. Rusbyi*), Amer. Journ. Bot., 18:112—113, 1931.
[69] Kostoff D., Tumor problem in the light of researches on plant tumors and galls and its relation to the problem of mutation. (A critical review from biophysical, biochemical and cytogenetic point of view), Protopl., 20:440—456, 1933.
[70] Kostoff D., Cytogenetic studies of the triple fertile hybrid *Nicotiana tabacum* × (*N. sylvestris* × *N. triplex*), Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breeding. USSR. Ser. II, № 5:167—205, 1933.
[71] Kostoff D., Polygenom hybrids experimentally produced, Compt. Rend. Acad. Sci. USSR., № 4:1—6, 1934.
[72] Kostoff D., Studies on the pollen tubes. II. The dependence between the potency of the pollen tube growth in foreign styles and the thickness of the pollen tubes and the chromosome number, Cur. Sci., vol. 2, № 12, 1934.
[73] Kostoff D., Inheritance of natural immunity in plants with special reference to production of immune varieties by interspecific hybridization, Sborn. Československ. Akad. Zemed., 10:389—402,, 1935.

[74] Kostoff D., Polyploid hybrids *Nicotiana rustica* var. *texana* L. × *N. glauca* Grah, Bull. of appl. Bot. Genet. and Plant. Breed., Ser. II, № 9:153—162, 1935.
[75] Kostoff D., Studies on polyploid plants II. Cytogenetics of the trigenomal triple hybrid (*Nicotiana rustica* × *N. paniculata*) × *N. caudigera*, Bull. Inst. Genet. Acad. Sci., 10:19—28, 1935.
[76] Kostoff D., On the increase of mutation frequency following interspecific hybridization in *Nicotiana*, Current Sci., 7:302—304, 1935.
[77] Kostoff D., Studies on polyploid plants XI. Amphidiploid *Triticum Timopheevi* Zhuk × *Triticum monococcum* L., Zeitschrift f. Züchtung, R. A. 21:41—45, 1936.
[78] Kostoff D., The origin of cultivated tobacco, Current Sci., vol. 4:872, 1936.
[79] Kostoff D., The genoms of *Triticum Timopheevi* Zhuk, *Secale cereale* L. and *Haynaldia, villosa* Schr., Zeit, ind Abst. Vererb., 72:115—118, 1936.
[80] Kostoff D., Studies on polyploid plants XII. Polyploid forms in *Triticum* experimentally produced, Bull. Acad. Sci. USSR., Ser., Biol., 1:5—22, 1936.
[81] Kostoff D., On the mutual reactions between plant extracts and between heteroplastic graft components and their biological significance, Biol. General., 13:219—275, 1937.
[82] Kostoff D., The size of *Nicotiana rustica* L. × *N. tabacum* L. hybrid embryos and hybrids in respect to their parents, Compt. Rend. Acad. Sci., 17:427—429, 1937.
[83] Kostoff D., Heterochromatin, somatic crossing-over and the interchange hypothesis between non homologous chromosome (In print), 1938.
[84] Kostoff D., The problem of the haploidy in the light of researches upon *Nicotiana haploids*, Genetica (In print), 1938.
[85] Kostoff D., and Axamitnaya J., Studies on the polyploid plants VII, IX. Compt. Rend. Acad. Sci. Moscow., I, № 5, p. 325—29. II, № 2/3, p. 293—297, 1935.
[86] Kostoff D. et allia, Die Grösse der Zellen in den F_1-Bastarden und deren Eltern in Zusammenhang mit der Grösse der Bastarde, Zeitschr. f. Zellf. mikr. Anat. 24:427—438, 1936.
[87] Kostoff D. and Kendall J., Studies on the structure and development of certain *Cynipid* galls, Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole, vol. 56:402—459, 1929.
[88] Kostoff D. and Kendall J., Cytology of *Nematode* galls on *Nicotiana* roots, Zentralbll. Bakter. Parasitk., II Abt., 81:85—91, 1930.
[89] Kostoff D. and Kendall J., Studies on plant tumors and polyploidy produced by bacteria and other agents, Archiv f. Microbiol. (Germany), 4:487—508, 1933.
[90] Kostoff D. and Kendall J., Studies on polyploid plants. III. Cytogenetics of tetraploid tomatoes, Gartenbauwissensch., S. 20—44, 1934.
[91] Kostoff D. and Prokofieva A., Studies on pollen tubes I. The growth potency of the pollen tubes etc. Bull. Inst. Genet. Acad. Sci., 10:65—82, 1935.
[92] Kupelwieser H., Weitere Untersuchungen über die Entwicklung durch stammfremde Spermien, insbesondere über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma, Archiv f. Zellforsch., S. 352—395, 1912.
[93] Laibach F., Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen, Zeitschr. f. Bot., 17:417—459, 1925.
[94] Laumont P., Contributions à l'étude des hybrides naturels de blé et d'égylope, Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord., 24:179—183, 1933.
[95] Lebedeff V. N., The new phenomenon in wheat-rye hybrids, Plant Breed. Inst. Belaya Zerkov, Kiev, 1932.
[96] Levyns M. R., A revision of *Lobostemum* Lehm. and a discussion of the species problem, Journ. Linn. Soc. Bot., 49:393—451, 1934.
[97] Levyns M. R., A revision of *Elytroppapus* Cass., Journ. South Afric. Bot., 1:89—103, 1935.
[98] Linnaei Caroli. Sexum plantarum, Petropoli, Acad. Sci., 1760.
[99] Loeb J., Ueber die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (*Strongilocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostoma funebrale*), Arch. f. Entwm. 26:476, 1908.
[100] Loeb J., The organism as a whole, New York, 1916.
[101] Lotsy J. P., Evolution by means of hybridization, The Hague, 1916.
[102] Manwaring W. H., The passing of metaphysical immunology, Scient. Monthly, 352—356, 1930.
[103] Melderis A., Genetical and taxonomical studies in the genus *Erythraea* Rich. Acta Hort. Bot. Univ. Latviensis, 6:123—158, 1931.
[104] Mez G., Beitr. Biol. Pflanzen, 16:351, 1928.
[105] Müntzing A., Ueber Chromosomenvermehrung in *Galeopsis* Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung, Hereditas, 14:153—172, 1930.
[106] Müntzing A., Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy, Hereditas 18:33—56, 1933.

[107] Müntzing A., Chromosome fragmentation in a *Crepis* hybrid, Hereditas, 19:254—302, 1934.
[108] Murbeck S,, Neue Bastarde zwischen *Celsia* und *Verbascum*, Bot. Notiser., 1—12, 1930.
[109] Naudin Ch. De l'hybridité considérée comme cause de variabilité dans les végètaux, C. R. Ac. Sci., 59; Ann. Sc. Nat. Ser. 5. Bot. III, 1864.
[110] Naudin Ch., Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux, Nouv. arch. Mus. Hist. nat., I, 1865.
[111] Oliver W. R. B., A revision of the genus *Dracophyllum*, Trans. N. Z. Inst., 59:678—714, 1929.
[112] Oliver W. R. B., The genus *Coprosma* Bern. P. Bish. Mus. Bull., 132. Honolulu, 1935.
[113] Pallas, Mémoire sur la variation des animaux, Acta Acad. Sci. Imper. Petropolitanae, 1780:69—102, 1784.
[114] Pflüger E., Die Bastarderzeugung bei den Batrachien, Arch. Ges. Phys., 29, 1882.
[115] Randolph L. F., Types of supernumerary chromosomes in maize, Anat. Rec., 41:102, 1928.
[116] Rybin W. A., Spontane und experimentell erzeugte Bastarde zwischen Schwarzdorn und Kirschpflaume und das Abstammungsproblem der Kulturpflaume, Planta, 25:22—58, 1936.
[117] Sageret A., Considérations sur la production des hybrides des variantes et des variétés en général et sur celles des *Cucurbitacées* en particulier. Ann. Sc. nat., 8, 1826.
[118] Simonet M., Sur la valeur taxonomique de l'*Agropyron acutum* Roehm et S. Contrôle Cytologique, Bull. Soc. Bot., France., 81:801—814, 1934.
[119] Thompson W. P., Shrivelled endosperm in species crosses in wheat, its cytological causes and genetical effects, Genetics, 15:99—113, 1930.
[120] Thompson W. P., Causes of difference in success of reciprocal interspecific crosses, Amer. Nat., 64:407—419, 1930.
[121] Thompson W. P. and Cameron D. R., Chromosome number in functioning germ cells in species hybrids in wheat, Genetics, 13:456—469, 1928.
[122] Uhlenhuth P. und Weidanz O. Praktische Einleitung zur Ausführung des biologischen Eiweissdifferenzierungsverfahrens usw., Jena, 1909.
[123] Ullmann W., Natural and artificial hybridization of grass species and genera, Herbage Reviews, 4:104—142, 1936.
[124] Wakakuwa S., Embryological studies on the different seed development in reciprocal interspecific crosses in wheat, Jap. Jour. Bot., 7:151—185, 1934.
[125] Watkins A. E., Genetic and cytological studies in wheat III, Jour. Genet., 18:875—896, 1927.
[126] Watkins A. E., Hybrid sterility and incompatibility, Jour. Genet., 25: 125—162, 1932.
[127] Wichura M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden, Breslau, 1865.
[128] Winge O., Zytologische Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren, Zeitschr. Zellf. mikr. Anat., 6:397—423, 1927.
[129] Wiegmann A., Ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche, Braunschweig, 1828.
[130] Zirkle G., The beginnigs of plant hybridization, Philadelphia, 1935.

DONTCHO KOSTOFF. PRESENT STATUS OF THE RESEARCHES UPON THE INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN PLANTS

SUMMARY

Recombination of characters following interspecific hybridizations is a pure genetic problem, but it cannot be solved unless a series of general biological problems were first investigated. Crossability of species and genera depends in general on the relationship of the species and genera, but a series of minute factors are also involved. Pollen germination, pollen-tube growth, fertilization, development of hybrid embryos and seedlings etc. are processes that condition the production of interspecific and intergeneric hybrids. Chromosome numbers of the parental species also play an important rôle in the hybridization processes. Hybrids can be more easily produced when the maternal species has

greater chromosome number (in respect to the paternal one) and shorter style. F_1— species hybrids can be classified in respect to their size (dwarf, intermediate, vigorous), type of meiosis fertility (fertile, partially fertile, sterile), chromosome number of the parental species, etc. The degree of the fertility of the species hybrids depends chiefly on the regularities of the meiotic processes. The latter depends chiefly on the chromosome number of the parental species, on the homology of the chromosomes and on the genetic constitution of the parental species. Sterility of the species hybrids can be overcomed by chromosome doubling, back crosses, triple crosses and further breeding, or partial doubling and elimination of chromosomes. Hybrids with allosyndetic meiosis are most convenient hybrids for transferring characters from a species on the back ground of another one by subsequent back crosses and selfing. Fertile species hybrids segregate giving clear cut mendelian ratios like the varietal hybrids, while partially sterile hybrids give abnormal ratios, because of the mortality and elimination of a large percentage of gametes and even of some zygotes. Fertile heterozygous hybrids obtained from partially fertile species hybrids segregate into clear cut mendelian ratios. Mutation rate and the rate of chromosome alterations (polyploidy, heteroploidy, structural changes) in species hybrids are increased in respect to that of the «pure» species. Hybrids and particularly species hybrids have played an important rôle in evolution of plants. Allopolyploidy, heteropolyploidy, structural changes, new recombinations, and gene mutations that appear following interspecific hybridization offer a very rich material to the natural selection. The same kind of variations are of great importance for the plant breeding since they represent a very rich artificially produced population (when purposely obtained by man) for artificial selection.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. А. ХИЖНЯК

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

На основе цитогенетического изучения первого, второго, третьего и четвертого поколений автор описывает формообразовательный процесс у пшенично-пырейных гибридов.

При этом выявлено исключительное значение степени родства плазмы и конъюгирующих в ней хромосом для плодовитости пшенично-пырейных гибридов.

Установив, что формообразование у пшенично-пырейных гибридов не приводит к получению многолетних форм с пшеничным типом зерна, а, как правило, выщепляются в старших поколениях однолетние или двухлетние формы, автор разработал способ управления формообразованием у отдаленных гибридов, предложив метод получения неполных амфидиплоидов.

Неполные амфидиплоиды сочетают в разной мере признаки различных родителей, могут быть константными и могут удачно сочетать признаки отдаленных видов, а потому представляют большую хозяйственную ценность. Получение неполных амфидиплоидов — путь, предложенный автором для получения многолетней пшеницы.

Автор получает десятки тысяч зерен и растений пшенично-пырейных амфидиплоидов, что является совершенно новым фактом в генетике.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды выделены в род *Agrotriticum*; получено 5 видов этого рода и значительное число рас внутри видов. Выявлено огромное практическое значение пшенично-пырейных амфидиплоидов, как многолетней злаковой травы и как исходного материала для селекции многолетних пшениц.

1. Введение

Отдаленная гибридизация должна давать социалистическому сельскому хозяйству новые высокопродуктивные сорта и даже новые виды растений. Скрещивание многолетнего, но мелкозерного злака пырея с пшеницей, являющейся однолетним, но крупнозерным растением, раскрывает заманчивые перспективы выведения многолетних пшениц, многолетних кормовых злаковых трав и однолетних зимостойких, иммунных пшениц, т. е. растений высокой хозяйственной ценности. Кроме того, цитогенетическое изучение пшенично-пырейных гибридов дает богатый материал для познания филогенеза злаков и может пролить свет на происхождение пшеницы.

Следует подчеркнуть, что и практические и теоретические результаты изучения пшенично-пырейных гибридов могут быть достигнуты только при наличии углубленного цитологического и генетического изучения последовательных поколений гибридов.

Именно цитогенетическое изучение пшенично-пырейных гибридов привело нас к познанию формообразовательного процесса у этих гибридов и к возможности управлять формообразованием, что необходимо для получения хозяйственно ценных форм.

II. Исходный материал. Методика

1. Пыреи

Мы изучали гибриды пшениц со следующими видами пырея: *Agropyrum intermedium* (n=14), *Agr. intermedium* (n=21), *Agr. trichophorum* (n=21), *Agr. elongatiforme* (n=21), *Agr. elongatum* (n=35). Эти виды естественно разбиваются по числу хромосом на три секции: на 28-хромосомные, 42-хромосомные, 70-хромосомные. От скрещивания пшениц с *Agr. intermedium* (n=14) мы изучили только F_1. Изучение F_1 и старших поколений гибридов от скрещивания 42-хромосомных и 70-хромосомных пыреев показало, во-первых, что формообразование у гибридов от скрещивания пшениц с разными видами 42-хромосомных пыреев (*Agr. intermedium, Agr. trichophorum, Agr. elongatiforme*) идет однообразно, поэтому мы опишем его, взяв за основу гибриды с *Agr. intermedium*; во-вторых, что формообразование у гибридов с 70-хромосомным видом пырея идет отлично от формообразования у гибридов с 42-хромосомными видами пырея.

Видовая и, в особенности, внутривидовая классификация пыреев к настоящему времени очень слабо разработана. Пыреи — типичные перекрестники и потому высоко гетерозиготные растения. Это обстоятельство сглаживает границы между скрещивающимися видами, а также между расами. Мы склонны полагать, что виды 42-хромосомных пыреев, скрещивающиеся с пшеницей — *Agr. intermedium, Agr. trichophorum, Agr. elongatiforme* — являются различными расами одного вида. В пользу этого говорит сходство формообразовательного процесса у гибридов пшениц с этими видами, свободная скрещиваемость этих видов, огромное число переходных форм, являющихся естественными гибридами, сильная гетерозиготность и расщепляемость этих «видов», причем очень часто выщепляются от одного вида формы, относящиеся к другому виду. Например, в потомстве *Agropyrum intermedium* выщепляются растения с такой же степенью опушения колоса, как и у *Agropyrum trichophorum*, и свободно могут быть отнесены к этому «виду».

Виды пырея являются очень полиморфными как по морфологическим, так и по физиологическим признакам. Например, по длине световой стадии нами выделены из вида *Agr. intermedium* (n=21) расы, колосящиеся на дне разной длины: на 12-часовом дне, на 14-часовом дне, на 16-часовом дне. Различна поражаемость ржавчиной разных рас *Agr. intermedium*; например, раса № 8 поражается на 30%, раса № 2 на 10%, раса № 6 на 0%. Значительное число рас у *Agr. elongatum* также поражается ржавчиной.

У всех упомянутых видов пырея зерно мелкое с абсолютным весом в 4—5 г; растения многолетние; 42-хромосомные виды — коротко корневищные; 70-хромосомные — дерновые.

Скрещиваемость пыреев с пшеницами высокая — до 85%, если матерью является пшеница, и очень низкая при реципрокном скрещивании.

Разницу в проценте удачи при прямых и реципрокных скрещи-

ваниях принято обычно объяснять количествами хромосом у материнского и отцовского растений: по одним данным материнское растение должно иметь больше хромосом, чем отцовское, по другим, наоборот.

Мы считаем, что эти объяснения являются несостоятельными. Факты их опровергают. Пшеница при скрещивании с рожью и с пыреем дает высокий процент удачи только тогда, если она является матерью, в то время, как рожь имеет меньшее число хромосом, чем пшеница, а пырей *Agr. elongatum* (2 n=70) — большее.

При скрещивании пшеницы с пыреем, как и при других отдаленных скрещиваниях самоопылителя с перекрестником, высокий процент удачи получается в том случае, если материнским растением является самоопылитель, а отцовским перекрестник.

Этому значению биологии цветения для определения разницы в проценте удачи при прямых и реципрокных скрещиваниях мы придаем огромное значение, и считаем, что при отдаленных скрещиваниях самоопылителя с перекрестником материнским растением следует брать самоопыляющееся растение.

2. Пшеницы

В скрещивания с пыреями нами вовлечено 6 видов 28-хромосомных пшениц: *Tr. durum*, *Tr. dicoccum*, *Tr. turgidum*, *Tr. persicum*, *Tr. polonicum*, *Tr. Timopheevi* и два вида 42-хромосомных пшениц *Tr. vulgare* и *Tr. spelta*. Со всеми этими видами гибриды получены. От скрещивания с *Tr. monococcum* гибридов не получено; изредка получались мелкие зерна, которые не прорастали даже при самых благоприятных условиях проращивания.

Кроме разнообразия видов, в скрещивания были вовлечены все экотипы *Tr. durum* и *Tr. vulgare*. Вовлечение в скрещивание пшениц разных экотипов дало исключительно ценные результаты по преодолению бесплодия первого поколения.

Внутри экотипов, характерных для условий Кубани, было вовлечено в скрещивания с пыреями большое количество сортов: по *Tr. durum* 15 сортов, по *Tr. vulgare* 82 сорта.

3. Методика

Скрещивания производятся бутылочным методом, с применением строгой изоляции материнских растений.

Первое поколение опыляется также бутылочным методом с обязательной изоляцией F_1 за 5—7 дней до цветения. При цитологических исследованиях корешки фиксируются хромформолом, по Левитскому, тычинки и завязь — хромацетформолом, по Навашину; окраска — генцианвиолеттом, по Ньютону.

III. Характеристика первого поколения

1. Доминирование признаков

В первом поколении пшенично-пырейных гибридов доминирует большинство пырейных признаков. В частности с различной степенью полноты доминируют следующие признаки пырея: многолетность,

зимостойкость, иммунитет к ржавчине, открытый тип цветения, плотность колоса, мелкозерность, безостость.

Интересно отметить, что ряд признаков пшеницы доминирует над признаками пырея: доминирует опушение *Tr. Timopheevi*, длинная чешуя *Tr. polonicum*, черная окраска колоса некоторых разновидностей *Tr. persicum*. Промежуточное доминирование отмечено по пленчатости зерна и по ширине колосковой чешуи.

В отношении наследования длины световой стадии у пшенично-пырейных гибридов установлено, что доминирует в первом поколении та длина стадии, которая была у пырея; F_1, полученное от пшеницы с короткой стадией и пырея с длинной световой стадией, имеет длинную световую стадию, как у пырея; F_1 от пырея с короткой световой стадией и от пшеницы с длинной стадией имеет короткую световую стадию, тоже как у пырея.

2. Цитологическое изучение F_1

Мейозис в первом поколении всех полученных нами комбинаций пшенично-пырейных гибридов характеризуется общей особенностью: резким колебанием числа бивалентов и унивалентов. Конъюгация хромосом, следовательно, относится к типу пойкилосиндеза.

В табл. 1 приведены данные, иллюстрирующие этот факт.

Таблица 1

Наименование	Число хромос. в соме	Геномы		Колебание числа бивалент.	Колебание числа унивалент.
		пшеничные	пырейные		
1. *Tr. durum* (n=14)×*Agr. intermedium* (n=14)	28	AB	$A_1\ X_1$	0—3	22—28
2. *Tr. durum* (n=14)×*Agr. intermedium* (n=21)	35	AB	$A_1\ X_1\ X_2$	0—14	7—35
3. *Tr. dicoccum* (n=14) × *Agr. intermedium* (n=21)	35	AB	$A_1\ X_1\ X_2$	0—11	13—35
4. *Tr. turgidum* (n=14) × *Agr. intermedium* (n=21)	35	AB	$A_1\ X_1\ X_2$	0—10	15—35
5. *Tr. persicum* (n=14) × *Agr. intermedium* (n=21)	35	AB	$A_1\ X_1\ X_2$	0—13	9—35
6. *Tr. polonicum* (n=14)×*Agr. intermedium* (n=21)	35	AB	$A_1\ X_1\ X_2$	0—10	15—35
7. *Tr. Timopheevi* (n=14)×*Agr. intermedium* (n=21)	35	A	$A_1\ X_1\ X_2$	0—10	13—35
8. *Tr. vulgare* (n=21) × *Agr. intermedium* (n=21)	42	ABC	$A_1\ X_1\ X_2$	0—18	6—42
9. *Tr. durum* (n=14) × *Agr. elongatum* (n=35)	49	AB	$A_1\ B_1\ C_1\ X_1\ X_2$	7—19	11—35
10. *Tr. vulgare* (n=21)×*Agr. elongatum* (n=35)	56	ABC	$A_1\ B_1\ C_1\ X_1\ X_2$	14—25	6—28

При просмотре незначительного материала полного объема колебания числа бивалентов можно не подметить.

Этому колебанию числа бивалентов мы придаем огромное значение. Оно показывает, что ни один геном пшеницы не является полностью родственным ни одному из геномов пырея *Agr. interme-*

dium. При наличии хотя бы одного генома у пшеницы и пырея полностью родственных мы бы наблюдали образование минимум 7 бивалентов.

Данные о максимальном числе бивалентов у разных комбинаций первого поколения, явление аутосиндеза хромосом у *Agr. intermedium*, доказанное нами при изучении пшенично-пырейных сесквидиплоидов (см. ниже), а также явление аутосиндеза пшеничных хромосом у *Tr. vulgare* и *Tr. durum*, доказанное рядом авторов, позволяет нам разобраться до некоторой степени в геномах пыреев и объяснить причины колебания числа бивалентов у F_1.

В первом поколении от скрещивания 28-хромосомных пшениц с *Agr. intermedium* (n=21) максимум бивалентов 14; из них мы склонны отнести: 7 за счет конъюгации хромосом частично родственных геномов пшеницы (A) и пырея (A_1) и еще 7 за счет аутосиндеза в основном пырейных, а частично и пшеничных хромосом.

Ряд фактов и соображений заставляет нас отказаться от возможного объяснения этих 14 бивалентов за счет аутосиндеза хромосом пырея (7) и пшеницы (7).

Мы полагаем, что *Agr. intermedium* имеет один геном, частично родственный геному A пшениц, который мы можем обозначить A_1; два других генома этого пырея, частично родственные друг другу, являются специфически пырейными, и мы можем именовать их как геномы X_1 и X_2. В F_1 *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* имеет место аутосиндез до 4 пшеничных хромосом. *Agr. elongatum*, кроме геномов A_1 X_1 X_2, какие имеет *Agr. intermedium*, имеет еще геномы B_1 и C_1, частично родственные геномам B и C пшениц.

Колебание числа бивалентов происходит по следующим причинам: а) хромосомы геномов A пшеницы и A_1 пырея, частично родственных, не всегда осуществляют конъюгацию друг с другом; б) аутосиндез пырейных хромосом X_1 и X_2 также не всегда осуществлялся, так как эти геномы, повидимому, не полностью родственны, а также в силу того, что они конъюгируют в пшеничной, неродственной им плазме.

Аутосиндез пшеничных хромосом, который также имеет место в F_1 пшенично-пырейных гибридов, всегда дает колеблющееся количество бивалентов.

Следовательно, полного родства хромосом, конъюгирующих в F_1 пшенично-пырейных гибридов, нет; нет также родства между пшеничной плазмой, которую имеет F_1, и конъюгирующими в ней пырейными хромосомами. Это и вызывает не только колебание в числе бивалентов, но и значительное бесплодие клонов F_1, характерное для отдаленных гибридов; это объясняет также, почему пшенично-пырейные гибриды, давая значительное количество бивалентов, в то же время образуют амфидиплоиды, что является характерным для весьма отдаленных гибридов, у которых нет конъюгации хромосом.

Исходя из этого, пшенично-пырейные гибриды следует относить к числу весьма отдаленных гибридов, типа капустно-редечных и ржано-пшеничных.

Анафазы первого и второго делений мейозиса у пшенично-пырейных гибридов характеризуются обычными для отдаленных гибридов явлениями задержки унивалентных хромосом в экваториальной плоскости после расхождения конъюгировавших хромосом и последующего неправильного расхождения их по полюсам с расщепле-

нием части или всех хромосом или иногда совсем без расщепления. Тетрады не выравнены, пыльца деградирует, как правило, почти полностью.

В значительном количестве материнских клеток пыльцы можно наблюдать реституционные ядра, с разбросанными по объему ядра и надщепленными хромосомами. Наличие этих ядер говорит о выпадении первого деления мейозиса и объясняет получение нередуцированных гамет в первом поколении.

В ряде комбинаций обнаружены пыльцевые зерна с диплоидным, триплоидным и даже тетраплоидным количеством хромосом.

3. Бесплодие первого поколения. Преодоление бесплодия

Суммарно характеризуя фертильность первого поколения пшенично-пырейных гибридов, необходимо указать на высокую степень их бесплодия, характерную для весьма отдаленных гибридов. В большинстве случаев тычинки F_1 не трескаются; разрывая тычинки и изучая в ацеткармине пыльцу по выполненности, находим, как правило, сотые, даже тысячные доли процента нормально выполненной пыльцы.

Фертильных яйцеклеток клоны первого поколения, как правило, имеют гораздо больше, чем фертильной пыльцы, способной опылять и оплодотворять в условиях естественного цветения. Поэтому от первого поколения получить потомство легче путем опыления его на пшеницы или пыреи, чем от самоопыления или от опыления родителей пыльцою гибрида F_1. Целый ряд клонов F_1, стерильных при самоопылении, дает зерна при бэккроссе.

Степень бесплодия первого поколения, как при бэккроссах, так и при самоопылении, в огромной мере зависит от видов пырея, скрещенных с пшеницами, а также от видов и, в особенности, от экотипов пшениц. Гибриды первого поколения различных комбинаций обладают различной плодовитостью, поэтому плодовитость различных комбинаций мы разберем отдельно.

В группе комбинаций от скрещивания 28-хромосомных видов пшениц (*Tr. durum*, *Tr. dicoccum*, *Tr. turgidum*, *Tr. polonicum*, *Tr. persicum*, *Tr. Timopheevi*) с *Agr. intermedium* (n=21) огромное большинство клонов являются очень слабофертильными при опылении их на родителей. Клоны разных комбинаций при этом обладают разной фертильностью. Наибольшей фертильностью обладают клоны в комбинации *Tr. durum* × *Agr. intermedium* (n=21), а наименьшей фертильностью клоны в комбинации *Tr. Timopheevi* × *Agr. intermedium* (n=21).

При получении целого ряда клонов F_1 от скрещивания определенного сорта пшеницы с определенным клоном пырея, всегда можно отметить различную фертильность разных клонов F_1 при бэккроссе.

Значительная часть клонов, будучи стерильной при самоопылении, дает некоторый процент удачи при опылении пыльцою родителей.

Следует также отметить, что при опылении одного и того же клона комбинации *Tr. durum* × *Agr. intermedium* (n=21) пыльцою разных видов пшениц и пыреев, процент удачного опыления очень различен. Например, в точно контрольных условиях, при опылении

не менее 100 колосьев, т. е. 6000 яйцеклеток, клона № 11 от скрещивания *Tr. durum Hordeiforme* 0723 × *Agr. intermedium* (n=21) пыльцою *Tr. vulgare* (сорт *Erythrospermum* 0328) завязывается зерен 2.77%; при опылении этого же клона пыльцою *Tr. durum* (сорт *Hordeiforme* 027) завязывается зерен в 8 раз меньше, чем при опылении на *Tr. vulgare*, — только 0.35%; при опылении же пыльцою *Agr. intermedium* — 0.10%. От опыления этого же клона на *Agr. repens*, *Elymus giganteus*, *Secale cereale*, *Tr. monococcum* — и при самоопылении — зерен не получено при том же объеме скрещивания в 100 опыленных колосьев,

Плодовитость растений первого поколения в разбираемой группе комбинаций (28-хромосомные пшеницы на *Agr. intermedium*) при самоопылении зависит в некоторой мере от взятых видов пшениц и в огромной мере от экотипов пшениц, вовлеченных в скрещивания с пыреем.

Гибриды с *Tr. Timopheevi* в наименьшей мере способны к самоопылению, давая единичные зерна на сотни изолированных колосьев. В комбинациях от скрещивания *Tr. durum*, *Tr. dicoccum*, *Tr. turgidum*, *Tr. polonicum*, *Tr. persicum* с *Agr. intermedium* можно находить клоны, как стерильные при самоопылении, так и плодовитые, дающие до 5—20 зерен на 1 колос основных побегов куста.

Различные формы пшениц одного вида дают разное количество клонов, способных к самоопылению при одинаковых внешних условиях жизни этих клонов.

Мы довольно точно установили причину этого различия.

Изучение выявило очень важную и интересную закономерность: количество клонов F_1, способных к самоопылению, и процент зерен, образующихся в них, зависят от экотипов взятых пшениц.

Пшеницы *Tr. durum*, степного экотипа (II экотип), типичные для Кубани, наиболее приспособленные к нашим условиям, дают при скрещивании с пыреем первое поколение наиболее стерильное; клоны F_1, способные к самоопылению, появляются здесь очень редко — один на несколько сот клонов, т. е. доли процента; фертильность этих клонов низкая: наиболее частый коэффициент плодовитости, т. е. число зерен на 1 колосок, 0.02—0.03.

Пшеницы этого же вида *Tr. durum* I экотипа — североафриканские, приспособленные к совершенно другим климатическим условиям — к влажной теплой зиме и жаркому сухому лету, при скрещивании с *Agr. intermedium* дают в большинстве случаев гибриды, у которых 30—50% клонов способны к самоопылению.

При этом каждый клон дает 2—10 зерен на один колос; средний коэффициент плодовитости для гибридов от этих пшениц 0.25, т. е. на каждые 4 колоска — 1 зерно.

Особенно выделяются способностью давать плодовитое первое поколение от скрещивания с пыреем некоторые образцы пшениц из Алжира; так, например, номера ВИР: 16188 и 16308, относящиеся к *Tr. durum, africana pyramidale*, дают гибриды, которые имеют 50—75% клонов фертильных при самоопылении. Пшеницы III экотипа — из Сирии и Палестины — также дают 10—20 процентов клонов F_1 самофертильных, т. е. гораздо больше, чем местные пшеницы. Абиссинские пшеницы (IV экотип) также дают больше самофертильных экотипов, чем местные пшеницы.

Следовательно принцип И. В. Мичурина о привлечении в межвидовые скрещивания, растений разных экотипов, при этом геог-

рафически отдаленных, дает крупные положительные результаты не только в отношении скрещиваемости форм и получения ценных фенотипов первого поколения, но и в отношении преодоления бесплодия первого поколения отдаленных гибридов.

Полученные нами факты влияния экотипов родителей при отдаленнных скрещиваниях на плодовитость первого поколения имеют огромное значение, так как раскрывают новые радикальные пути к решению крупнейшей биологической проблемы — преодоления бесплодия первого поколения отдаленных гибридов.

Однако не все формы данного экотипа пшениц дают плодовитое F_1.

Важно также отметить, что при скрещивании чистой линии пшеницы с одним и тем же клоном пырея получаются клоны самостерильные и самофертильные. При этом самофертильные клоны многолетнего первого поколения остаются самофертильными в течение целого ряда лет как при жизни куста на одном месте, так и при вегетативном его размножении.

Стерильные клоны остаются стерильными в течение целого ряда лет, несмотря на изменения внешних условий из года в год. Видимо, стерильность одних клонов и фертильность других зависят в меньшей мере от внешних условий и в большей мере от генотипа растений. Степень фертильности самофертильных клонов сильно зависит от внешних условий и колеблется из года в год. Лучшие условия вегетации повышают фертильность. Колосья главных побегов куста более фертильны, чем колосья подгонов.

Характеризуя плодовитость первого поколения пшенично-пырейных гибридов 2-й группы комбинаций от скрещивания 42-хромосомных пшениц: *Tr. vulgare*, *Tr. spelta*, *Tr. compactum* с *Agr. intermedium* (n=21) следует отметить, что эти гибриды являются так же бесплодными, как и гибриды F_1 от скрещивания 28-хромосомных пшениц с этим же пыреем.

Для иллюстрации охарактеризуем плодовитость клона № 2, полученного от скрещивания Гостианум 0237 × *Agr. intermedium* (n=21), изученную в каждом варианте на 100—150 колосьях, т. е. при опылении 6 000—9 000 яйцеклеток.

При опылении этого клона на Гостианум 0237 получено 0.67%, зерен, на *Tr. durum* Гордейформе 027—0.55%, на *Agr. intermedium* 0.12%, при самоопылении этого клона получено 0.04% зерен. От опыления этого клона на *Tr. monococcum*, *Secale Cereale*, *Elymus giganteus* (Vahl) зерен не получено. Как видно из этих данных, процент удачи не превышает единицы. Имеются клоны, которые в большей мере склонны к самоопылению. Например, клон № 2 от скрещивания Тенмарк × *Agr. intermedium* (n=21) дает при самоопылении до 4.6% зерен от самоопылявшихся цветков. Этот факт высокого бесплодия F_1 этих гибридов обращает на себя особое внимание в связи с тем, что в F_1 от скрещивания твердых пшениц с *Agr. intermedium* (n=21) наблюдается до 14 бивалентов, в то время как у гибридов F_1 мягких пшениц с тем же пыреем наблюдается гораздо больше бивалентов — до 18, при этом число унивалентов всего 6.

Слабую плодовитость этих гибридов при значительном числе бивалентов и незначительном числе унивалентов мы объясняем тем, что большинство бивалентов в F_1 и в этой комбинации образуются в результате аутосиндетической конъюгации. Если геномы *Tr. vulgare* A, B, C, геномы *Agr. intermedium* A_1 X_1 X_2, то в F_1, имеющем сумму этих геномов — AA_1, X_1X_2, B, C, конъюгируют: 1) A с A_1, об-

разуя 7 бивалентов; аутосиндетическая конъюгация, доказанная нами, X_1 с X_2 дает до 7 бивалентов, 3) оставшиеся 14 хромосом *Tr. vulgare* (это геномы B и C или A и B, если с A_1 конъюгирует C, что точно не установлено) тоже в результате аутосиндеза могут образовать до 7, а чаще до 4—5 бивалентов. Таким образом, из 18 бивалентов в F_1 *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* (n=21) большинство (11 из 18) бивалентов аутосиндетических, образовавшихся в результате конъюгации неполностью родственных хромосом. И аутосиндез неполностью родственных хромосом в данном случае не сказывается положительно на повышении плодовитости гибрида.

3-я группа комбинаций от скрещивания 28-хромосомных пшениц на *Agr. elongatum* (n=35) характеризуется в общем очень высокой степенью бесплодия как при бэккроссах, так и при самоопылении. Самофертильные клоны встречаются очень редко.

Бесплодие F_1 гибридов этой группы комбинаций гораздо выше, чем бесплодие первых двух групп.

Четвертая группа комбинаций — от скрещивания мягких пшениц с *Agr. elongatum* (n=35) имеет значительное количество самофертильных клонов со значительной их плодовитостью.

В этой комбинации нами получен от скрещивания сорта мягкой пшеницы Маркиза с *Agr. elongatum* один из наиболее самофертильных клонов, дающий до 25% зерен при самоопылении.

Изучение бесплодия пшенично-пырейных гибридов привело нас к выводу, что основным путем преодоления бесплодия отдаленных гибридов должен являться путь вовлечения в скрещивания родительских форм, принадлежащих к различным экологическим условиям.

При этом наибольшей фертильности гибридов следует ожидать от скрещивания таких родителей, которые в наименьшей мере приспособлены к данным экологическим условиям.

Видимо гибриды с этими формами в наибольшей мере изменчивы и в наибольшей мере способны к приспособлению к данным условиям, что сказывается и на их фертильности. Вероятно также, что у этих гибридов целый ряд неизученных пока условий изменяет ход редукционного деления, в результате чего увеличивается число фертильных гамет.

IV. Формообразование во втором поколении

(при бэккроссе и при самоопылении F_1)

Формообразование у пшенично-пырейных гибридов от скрещивания пшениц с *Agr. intermedium* идет иначе, чем у гибридов пшениц с *Agr. elongatum*.

Поэтому формообразование у гибридов пшениц с этими пыреями мы опишем раздельно.

Формообразование в F_2[1] гибридов пшениц с *Agr. intermedium*

Изучение чисел хромосом в соме значительного количества растений F_2 показало нам, что 95% этих растений образованы слиянием отцовской гаметы с нередуцированной гаметой F_1. Растения

[1] Для простоты и ясности изложения мы будем именовать вторым поколением все формы, полученные от первого поколения как при самоопылении, так и при бэккроссе F_1.

F_2, получившиеся от слияния редуцированных гамет F_1, нами встречались как большая редкость. Следовательно, около 95% фертильных гамет первого поколения гибридов, полученных от скрещивания с *Agr. intermedium*, являются нередуцированными и имеют соматический набор хромосом.

Это обстоятельство является основой формообразования в F_2 этих гибридов. Это — основа того важного факта, что во втором поколении пшенично-пырейных гибридов, у которых участвует *Agr. intermedium*, нет расщепления; расщепление разворачивается в третьем поколении. Клон F_1, давая в основном фертильные яйцеклетки только с соматическим набором хромосом, т. е. яйцеклетки однородные по числу и качеству хромосом, при опылении пыльцой гомозиготного родителя дает однородное потомство; в этом смысле расщепление в F_2 отсутствует. От клона F_1 можно получить разнообразное поколение, опыляя его пыльцою различных видов или рас растений. Поэтому от разных клонов первого поколения, опыляя их пыльцою разных видов пшеницы и пыреев, можно получить разнообразные по своей генетической природе растения F_2.

В результате развернутой работы мы получили следующе формы растений F_2 от бэккросса F_1.

1. Сесквидиплоиды[1] пшеничного типа получены при опылении первого поколения пыльцою того вида пшеницы, который участвует в F_1. Например, получены сесквидиплоиды F_1 [*Tr. durum* (n=14) × *Agr. intermedium* (n=21)] × *Tr. durum* (n=14), имеющие 2 генома твердой пшеницы и один геном пырея, а всего 49 хромосом в соме. Это «сесквидиплоиды пшеничного типа твердого ряда».

2. Получены также сесквидиплоиды: F_1 [*Tr. vulgare* (n=21) × *Agr. intermedium* (n=21)] × *Tr. vulgare* (n=21), имеющие два генома мягкой пшеницы и один геном пырея, а всего 63 хромосомы в соме, которые мы именуем «сесквидиплоидами пшеничного типа мягкого ряда».

3. Получены тройные гибриды пшеничного типа при опылении первого поколения на пшеницы другого вида (вернее с другими геномами) по отношению к пшенице, участвующей в F_1. Примером тройных гибридов могут служить гибриды (*Tr. durum* × *Agr. intermedium*) × *Tr. vulgare*, (*Tr. vulgare* × *Agr. intermedium*) × *Tr. durum*, имеющие в соме 56 хромосом, т. е. гаплоидные наборы хромосом двух разных видов пшениц и один гаплоидный набор хромосом пырея.

4. Получены сесквидиплоиды пырейного типа от опыления первого поколения пыльцою того вида пырея, который входит в состав первого поколения. Примером могут служить следующие сесквидиплоиды: [*Tr. durum* (n=14) × *Agr. intermedium* (n=21)] × *Agr. intermedium* (n=21), имеющие в соме 56 хромосом, а также (*Tr. vulgare* (n=21) × *Agr. intermedium* (n=21)] × *Agr. intermedium* (n=21), имеющие в соме 63 хромосомы.

5. Получены тройные гибриды пырейного типа при опылении первого поколения пыльцою другого вида пырея (вернее пырея с другими геномами) по отношению к пырею, участвующему

---

[1] «Сескви»—«полтора», сесквидиплоиды —«полторадиплоидные» гибриды, имеющие диплоидный набор хромосом одного вида и гаплоидный набор хромосом другого вида.

в F_1. В качестве примера можно привести гибриды F_1 (*Tr. durum* × *Agr. intermedium*) × *Agr. elongatum*, имеющие 70 хромосом в соме, и F_1 (*Tr. vulgare* × *Agr. intermedium*) × *Agr. elongatum*, имеющие 77 хромосом в соме.

Все типы растений, перечисленные в §§ 1—5, являются результатом бэккросса.

6. При самоопылении первого поколения пшенично-пырейных гибридов, полученных от скрещивания пшениц с *Agr. intermedium*, сливаются в процессе оплодотворения нередуцированные гаметы F_1, в результате чего получаются пшенично-пырейные амфидиплоиды. Например, от самоопыления F_1 *Tr. durum* × *Agr. intermedium*, имеющего 35 хромосом в соме, получаются амфидиплоиды, имеющие 70 хромосом в соме.

Охарактеризуем группы условного F_2 от бэккросса F_1 по основным признакам.

1. Мейозис и плодовитость

При изучении редукционного деления в материнских клетках пыльцы этих гибридов основное внимание мы уделяем конъюгации хромосом.

Данные о конъюгации хромосом, с учетом плазмы и процента фертильной пыльцы и плодовитости, приведены в табл. 2.

Данные этой таблицы позволяют сделать целый ряд весьма важных выводов о конъюгации хромосом и о плодовитости гибридов.

Во-первых, число бивалентов у сесквидиплоидов твердой и мягкой пшеницы больше, чем может быть образовано пшеничными хромосомами; у сесквидиплоидов твердой пшеницы (§ 1) пшеничные хромосомы могут образовать только 14 бивалентов, а у сесквидиплоида бивалентов до 19; у сесквидиплоидов мягкой пшеницы (§ 3) хромосомы пшеницы могут образовать 21 бивалент, а имеется всего до 28 бивалентов.

Следовательно, у сесквидиплоидов до 7 бивалентов образованы хромосомами гаплоидного набора *Agr. intermedium* (n=21); таким образом доказан аутосиндез 14 хромосом гаплоидного набора *Agr. intermedium* (n—21); число аутосиндетически конъюгирующих хромосом сильно колеблется в разных клетках.

Во-вторых, следует отметить значительное колебание числа бивалентов во всех гибридах пшеничного типа, происходящее в основном за счет колебания числа аутосиндетически конъюгирующих хромосом пырея. Этот вывод проливает свет на конъюгацию хромосом в F_1, где также имеет место колебание числа бивалентов, которое видимо вызывается, помимо других причин, наличием аутосиндеза пырейных хромосом.

В-третьих, особое внимание привлекает огромная разница в плодовитости между гибридами пшеничного типа (§ 1—4), полученными от опыления F_1 на пшеницы, и гибридами пырейного типа (§ 5—6), полученными от опыления F_1 на пыреи.

Гибриды пшеничного типа являются в значительной мере плодовитыми растениями, образующими от 1 до 30 зерен на колос, в то время как гибриды пырейного типа являются высокобесплодными растениями, образующими одно зерно на сотни колосьев как при опылении их, так и при самоопылении.

Особенно ярко эта разница проявляется у сесквидиплоидов пше-

Таблица 2

Наименование условного F_2	Число хромосом в соме	Геномы: пшеницы	Геномы: пырея	Число бивалентов	Плазма	Биваленты каких хромосом	% фертильн. пыльцы	Коэффициент плодовитости
Сесквидиплоиды твердой пшеницы	49	AB	$A_1X_1X_2$	14—19	Пшеничных	Пшеничных и пырейных	65—75	0.1
Tr. durum × Agr. intermedium × Tr. durum		AB	—					
Сесквидиплоиды[1] твердой пшеницы и *Tr. persicum*	49	AB	$A_1X_1X_2$	14—18	Пшеничных	Пшеничных и пырейных	65—80	0.6
Tr. durum × Agr. intermedium × Tr. durum		AB						
Сесквидиплоиды мягкой пшеницы	63	ABC	$A_1X_1X_2$	21—28	Пшеничных	Пшеничных и пырейных	50—70	0.8
Tr. vulgare × Agr. intermedium × Tr. vulgare		ABC						
Тройные гибриды пшеничного типа	56	AB		15—22	Пшеничных	Пшеничных и пырейных	65—75	1.2
Tr. durum × Agr. intermedium × Tr. vulgare		ABC	$A_1X_1X_2$					
Сесквидиплоиды пырейного типа	56	AB	$A_1X_1X_2$	21	Пшеничных	Пырейных	Меньше 0.01	Менее 0.0005
Tr. durum × Agr. intermedium × Agr. intermedium		—	$A_1X_1X_2$					
Тройные гибриды пырейного типа	70		$A_1X_1X_2$	21—24	Пшеничных	Пырейных	Меньше 0.05	0.02
Tr. durum × Agr. intermedium × Agr. elongatum		AB	$A_1B_1C_1X_1X_2$					

ничного типа *Tr. vulgare × Agr. intermedium × Tr. vulgare*, дающих 15 — 30 зерен на 1 колос, и сесквидиплоидов пырейного типа этой же комбинации: *Tr. vulgare × Agr. intermedium × Agr. intermedium*, являющихся высоко бесплодными растениями, дающими одно зерно на несколько сот колосьев.

Причиной этой разницы в плодовитости гибридов пшеничного и пырейного типов, по нашему убеждению, является соотношение родства плазмы и конъюгирующих в ней хромосом.

Если хромосомы конъюгируют в родственной им плазме, то эти гибриды являются в той или иной мере плодовитыми. Это имеет

[1] При сочетании у пшенично-пырейных гибридов геномов двух разных видов пшениц, относящихся к одной хромосомной секции, и генома пырея — они ведут себя цитогенетически как сесквидиплоиды, как мы их и именуем.

место и у сесквидиплоидов пшеничного типа, у которых хромосомы пшеницы конъюгируют в родственной им пшеничной плазме (табл. 2, § 5).

Эти данные совершенно ясно показывают, что для плодовитости отдаленных гибридов обязательным является не только наличие значительного числа бивалентов, но и не менее важна необходимость конъюгации в родственной им плазме. Следовательно, бесплодие отдаленных гибридов проявляется как при отсутствии бивалентов, так и при наличии конъюгации хромосом в неродственной им плазме. Выявившемуся значению родства плазм и хромосом в плодовитости гибридов мы придаем огромное значение, как важнейшему фактору формообразования.

Наконец, в-четвертых, изучая данные табл. 2 по плодовитости гибридов F_2 пшеничного типа, мы должны отметить пониженную плодовитость сесквидиплоидов твердой пшеницы, по сравнению с сесквидиплоидами мягкой пшеницы и пырейными гибридами. Можно также отметить высокую плодовитость гибридов, в которых участвует *Tr. persicum*, как у сесквидиплоидов, так и у тройных гибридов.

2. Многолетность гибридов F_2

Многолетность — сложный признак, зависящий от целого ряда обеспечивающих его признаков. Многолетним может быть только то злаковое растение, которое является одновременно: 1) способным к отрастанию после многократных скашиваний или созреваний стеблей, 2) засухоустойчивым и 3) зимостойким.

Подходя с этой точки зрения к многолетности растений F_2 (от бэккросса) пырейного типа, можно сказать, что они являются растениями высокой многолетности: хорошо отрастают, не страдают от засухи летом, достаточно зимостойки; куст способен жить на одном месте не менее 5—7 лет.

Отрастаемость, засухоустойчивость и зимостойкость разных типов F_2 (от бэккросса) пшеничного типа различны. Сесквидиплоиды от 28-хромосомных пшениц (*Tr. durum*, *Tr. persicum*, *Tr. dicoccum*, *Tr. turgidum*) пшеничного типа являются слабо зимостойкими, типа Кооператорки—достаточно засухоустойчивыми, хорошо отрастающими в течение 3—4 лет при жизни куста на одном месте, после чего отрастаемость ослабевает и прекращается.

Сесквидиплоиды мягкой пшеницы и тройные гибриды пшеничного типа, имеющие гаплоидный набор хромосом *Tr. vulgare*, являются растениями разной зимостойкости, способными к отрастанию при жизни куста на одном месте только в течение 1—3 лет. Гибриды имеющие геном С, обладают, как правило, слабой отрастаемостью.

Корневая система гибридов пырейного типа такая же, как и у пырея — кустовая или коротко-корневищная.

Корневая система F_2 (от бэккросса) пшеничного типа — кустовая, без корневищ.

3. Тип колоса и зерна F_2

У растений F_2 (от бэккросса) пшеничного типа колосья по плотности, по ширине колосковой чешуи ближе к пшеничному, чем к пырейному типу, поэтому их можно именовать колосьями «пшеничного типа». Необходимо отметить, что в целом ряде случаев

проявляется частичная ломкость колоса у растений F_2 пшеничного типа.

У растений F_2 (от бэккросса) пырейного типа колосья ближе к пырею.

В соответствии с типом колоса, зерно у растений пшеничного типа ближе к пшенице, имея абсолютный вес 23—33 г (у пырея 4—5 г); зерна однако удлиненные, заостренные, с широкой бороздкой, недовыполненные.

Растения F_2 пырейного типа имеют зерна пырейного типа с абсолютным весом в 9—14 г.

Пшенично-пырейные гибриды, полученные в результате бэккросса от F_1, являются устойчивыми к поражению как бурой ржавчиной так и желтой, которая поражает пшеницу. В поле гибриды пшеничного и пырейного типов являются практически совершенно иммунными.

Интересно отметить, что растения пшеничного типа F_2 от бэккросса цветут открыто, как типичные перекрестники, но при изоляции не снижают процента плодовитости. Следовательно, эти гибриды наследуют от пыреев открытый тип цветения, а от пшениц способность к самоопылению.

V. Расщепление в третьем поколении

Сесквидиплоиды и тройные гибриды, несмотря на получение их путем бэккросса от F_1, мы считаем вторым поколением, а их потомство — третьим поколением пшенично-пырейных гибридов.

Растения F_2 (от бэккросса) пшеничного типа, т. е. сесквидиплоиды и тройные гибриды, имеют как биваленты, так и значительное количество унивалентов. В связи с этим, в их потомстве идет расщепление по числу хромосом в соме. Одновременно в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа идет бурное расщепление по огромному количеству морфологических и биологических, в том числе и хозяйственно-ценных признаков.

Изучение расщепления в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов по основным хозяйственно-ценным признакам представляет огромный интерес. Это изучение должно показать, к чему ведет формообразование у пшенично-пырейных гибридов в случае его естественного течения.

Мы приведем данные о расщеплении в F_3 только по основным признакам: по многолетности, по фертильности, по типу колоса и зерна.

1. Расщепление по многолетности (отрастаемости)

Как было указано выше, многолетность злаковых — сложный признак, зависящий от целого ряда других признаков, из которых основным является отрастаемость растений после скашивания или созревания куста. Мы приведем данные именно по способности растений к отрастанию после скашивания созревших кустов. Расщепление в F_3 идет очень широкое: от совершенно неотрастающих однолетних форм до форм с огромной энергией отрастания, со всеми переходами между этими крайними типами. Для учета этого расщепления мы пользовались 4-балльной системой со следующим значением баллов: 4 — сильное отрастание (число отрастающих побегов

больше числа срезанных стеблей в кусте); 3 — среднее отрастание (число отросших побегов равно или меньше числа срезанных стеблей), 2 — слабое отрастание (число отросших побегов меньше половины числа срезанных стеблей), 1 — не отрастающие однолетние формы.

Данные учета расщепления приведены в табл. 3.

Таблица 3

№ по порядку	Наименование F_2	Какой посев	Изучено растений	Распределение изученных растений по группам отрастания в %%: 4 — сильно отрастающие	3 — средне-отрастающие	2 — слабо отрастающие	1 — не отрастающие
	Потомство сесквидиплоида твердой пшеницы						
1	*Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	Осенний	1 456	44.4	18.2	14.1	23.3
	Потомство сесквидиплоида твердой пшеницы						
2	*Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	Весенний яровизированный	4 401	27.9	23.3	12.2	10.9
	Потомство условного сесквидиплоида						
3	*Tr. persicum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	Весенний яровизированный	1 720	28.9	20.0	17.6	33.5
	Потомство условного сесквидиплоида						
4	*Tr. polonicum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	Весенний Яровизированный	724	15.3	22.7	23.0	39.0
	Потомство тройного гибрида						
5	*Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. vulgare*	Весенний Яровизированный	549	10.9	24.3	18.9	46.1
	Потомство тройного гибрида						
6	*Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. vulgare*	Осенний Яровизированный	2 028	18.9	24.2	24.5	32.4

Данные этой таблицы позволяют сделать следующие выводы:

1. В потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа растений с достаточно высокой энергией отрастания гораздо меньше половины (10—44%), а если учесть, что из числа этих растений достаточно засухоустойчивых будет только некоторая часть, и из числа хорошо отрастающих засухоустойчивых растений только некоторая часть может быть достаточно зимостойкой, то станет понятным, какая ничтожная часть гибридов F_3 будут многолетними растениями.

2. Можно также отметить, что в потомстве сесквидиплоидов с участием *Tr. durum* и *Tr. persicum* хорошо отрастающих форм гораздо больше (28%), чем у сесквидиплоидов с *Tr. polonicum* (15%).

3. Обращает на себя внимание также очень низкий процент хорошо отрастающих форм (11% при весеннем посеве и 19% при осеннем посеве) у потомства тройных гибридов, имеющих один геном *Tr. vulgare*. По нашим предварительным наблюдениям в потомстве сесквидиплоидов мягкой пшеницы, имеющих два гаплоидных набора *Tr. vulgare,* также очень мало хорошо отрастающих форм.

4. Очень важно подчеркнуть огромную зависимость расщепления по отрастанию от внешних условий. Данные табл. 3 позволяют сравнить процент хорошо отрастающих форм при осеннем посеве и при яровизированном весеннем посеве для одних и тех же генотипов: у сесквидиплоида твердой пшеницы при осеннем посеве хорошо отрастающих форм 44.4% (§ I), а при весеннем посеве — 27.9% (§ 2); у тройного гибрида, соответственно,—18.9% и 10.9% (§§ 5 и 6).

Чем менее благоприятны естественно-исторические условия данного района, тем меньший процент хорошо отрастающих форм будет выщепляться в F_3.

Изучая потомство хорошо отрастающих, многолетних растений F_3, мы нашли, что оно расщепляется по отрастаемости. При этом, как правило, хорошо отрастающих растений выщепляется 5—10%, редко до 20%.

Все эти данные о расщеплении по многолетности и, в первую очередь, по отрастаемости растений приводят к выводу, что в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа выщепляются почти исключительно однолетние формы.

Многолетние растения выщепляются буквально единицами. Следовательно свободное формообразование в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа приводит, как правило, к однолетним формам. Этот вывод имеет исключительное значение для проблемы выведения многолетней пшеницы. Он требует сознательного вмешательства в ход формообразования, сознательного направления этого процесса.

Выщепляющиеся многолетние формы имеют, как правило, аутосиндетически конъюгирующие хромосомы пырея в соответствии с аутосиндезом этих хромосом, у сесквидиплоидов пшеничного типа.

2. Расщепление по типу колоса и зерна

Задачей наших работ является получение таких растений, которые сочетали бы многолетность пырея с пшеничным типом зерна и колоса. Поэтому наследование типа зерна и колоса имеет огромное значение. Основными признаками, отличающими род пыреев от рода пшениц, являются ширина колосковой чешуи и плотность колоса: колос пырея — рыхлый (0.9), с узкой колосковой чешуей (около 2 мм), а колос изучаемых пшениц более плотный (2.0—3.0), с широкой колосковой чешуей (5 мм и выше). Мы изучали наследование типа колоса в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа, ориентируясь в основном на ширину колосковой чешуи. Известно, что тип зерна у пшениц находится в зависимости от колосковой чешуи. У пшенично-пырейных гибридов это проявляется еще рельефнее: в колосе с узкой пырейного типа колосковой чешуей зерно мелкое, тонкое, пырейное; в колосе гибрида, имеющего ши-

рокую колосковую чешую, зерно крупное, пшеничного типа, только с некоторыми пырейными признаками.

Пользуясь этими положениями о характере расщепления по типу колоса и зерна, мы получим довольно полное представление, изучив расщепление по ширине колосковой чешуи.

Для проведения учета расщепления в F_3 мы выделили 4 типа колосьев:

1) колосья пшеничные (колосковые чешуи более 5 мм);

2) колосья пшеничного типа (колосковые чешуи 4.10—4.95 мм, характерны для F_2 пшеничного типа);

3) колосья промежуточные (колосковые чешуи 3.0—4.09 мм, характерны для F_1);

4) колосья пырейного типа (колосковые чешуи 2.1—2.99 мм, характерны для F_2 пырейного типа).

Изучая потомство сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа, мы получили данные, представленные в табл. 4.

Таблица 4

Наименование растений F_3	Всего изучено растений	Процент растений с колосом			
		пшеничным	пшеничного типа	промежуточным	пырейного типа
Потомство сесквидиплоидов твердых пшениц					
1. *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	874	1.6	89.7	8.7	0
Потомство сесквидиплоидов мягкой пшеницы					
2. *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	79	2.5	68.4	29.1	0
Потомство тройных гибридов					
3. *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. vulgare*	885	2.2	87.2	10.6	0

Яркие данные этой таблицы позволяют отметить следующие положения.

Основная масса растений в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа (70—90%) имеет колосья пшеничного типа такие же, как и у исходных сесквидиплоидов.

Некоторое количество растений (10—30%) имеет промежуточный тип колоса и очень незначительное количество (1.5—2.5%) растений с пшеничным колосом. Растения с пырейным типом колоса совсем не выщепляются; это очень характерный факт. Растения с пшеничным колосом, как правило, однолетние.

В потомстве F_3, имеющем пшеничный тип колоса, т. е. в F_4, выщепляется значительное количество растений с пшеничным колосом.

Следовательно, в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа выщепляется огромное большинство растений с пшеничными колосьями и колосьями пшеничного типа. Таким образом, параллельно с выщеплением однолетних растений идет процесс выщепления форм с пшеничным типом колоса.

3. Расщепление по фертильности

Первое поколение пшенично-пырейных гибридов высоко бесплодно; во втором поколении от бэккросса F_1 растения — от неполностью фертильных до высокобесплодных. Если учесть эти факты, а также, что успех селекционной работы с отдаленными гибридами решается только при получении нормально плодовитых форм, то станет совершенно ясным огромное значение расщепления в потомстве тройных гибридов и сесквидиплоидов пшеничного типа по фертильности.

По степени фертильности мы делим растения на 4 группы: 4) полностью фертильные растения, дающие 30—50 зерен на 1 колос или 2—3 зерна в колоске; 3) растения со слегка пониженной фертильностью (среднефертильные), дающие 15—29 зерен на 1 колос или 1 2 зерна на 1 колосок; 2) растения слабофертильные, образующие в одном колосе от 0.1 до 14 зерен, т. е. от 0.01 до 1 зерна на колосок; 1) растения стерильные, имеющие на 1 колос меньше 0.1 зерна (т. е. меньше 1 зерна на 10 колосьев) и меньше 0.01 зерна на 1 колосок.

Результаты изучения приведены в табл. 5.

Таблица 5

Наименование F_3	Всего изучено растений	Распределение растений по группам фертильности в %			
		4 полностью фертильных	3 среднефертильных	2 слабофертильных	1 стерильных
Сесквидиплоидов твердой пшеницы					
1. *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	1 552	1.3	4.8	46.4	47.5
Потомство сесквидиплоидов твердой пшеницы и *polonicum*					
2. *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. durum*	218	0	6.9	59.2	33.9
Потомство сесквидиплоидов мягкой пшеницы					
3. *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* × × *Tr. vulgare*	95	1.1	2.1	44.2	52.6
Потомство тройных гибридов					
4. *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × × *Tr. vulgare*	794	7.1	13.9	47.2	31.8

Приведенные данные являются основанием для следующих выводов.

1. В ближайшем потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа полностью плодовитых растений выщепляется очень мало (от 0 до 7.1%); сравнительно мало также среднефертильных растений (2—14%); почти половина растений слабофертильных; от одной трети до половины растений — высокофертильных. Следовательно, основная масса потомства — слабофертильные и стерильные растения.

2. В равных условиях изучения наибольший процент фертильных растений и наименьший процент стерильных выщепляется в потомстве тройных гибридов пшеничного типа. В потомстве сесквидиплоидов фертильных растений гораздо меньше.

3. Следует отметить огромное значение внешних условий на расщепление по плодовитости. Чем лучше внешние условия произрастания растений, тем больший процент фертильных растений выщепляется в потомстве данного клона.

Расщепление в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа идет одновременно и по многим другим признакам. Например, по остистости выщепляется, как правило, 70—80% безостых, 15—25% полуостистых и 4—9% остистых растений. Большинство растений F_3 иммунно к пшеничной бурой ржавчине, выщепляется только незначительная часть поражающихся бурой ржавчиной.

По длине стадии яровизации идет также бурное расщепление. В потомстве сесквидиплоида [(*Tr. durum* (яровая) $\times$ *Agr. intermedium* (озимая)] $\times$ *Tr. durum* (яровая)—выщепляется 50% яровых форм, 12.5% озимых форм и 37.5% очень интересных форм, которые при весеннем посеве без яровизации выходят в трубку, образуют стебель, но не колосятся, несмотря на 17-часовой день.

Эти растения вскрывают интересную особенность стадийного развития некоторых злаковых растений: после того, как растение вышло в трубку и образовало стебель, оно требует особого комплекса внешних условий, отсутствие которых задерживает процесс стадийного развития растения, в результате чего останавливается развитие колоса; именно таким образом мы представляем себе получение растений, образовавших стебель и не имеющих развитого колоса.

Последующее изучение этих растений может показать, насколько обоснованной является наша мысль о выделении в особую стадию этапа в развитии растения, имеющего место до или после прохождения стадий яровизации и световой, когда растение требует иного комплекса внешних условий, отсутствие которых влечет за собой приостановку процесса развития колоса даже в развитом стебле.

В потомстве тройного гибрида *Tr. durum* (яровая) $\times$ *Agr. intermedium* (озим.) $\times$ *Tr. vulgare* (озимая) выщепляется 23.4% яровых растений, 56.5% озимых растений, 20.1% растений, образовавших стебель без развитого колоса (вегетативный стебель).

Расщепления по другим признакам мы касаться в этом сообщении не будем.

VI. Методика выведения многолетней пшеницы

1. Управление формообразованием

Изложенный выше процесс формообразования у пшенично-пырейных гибридов выявляет ярко выраженную тенденцию выщепления однолетних (или двухлетних) растений с пшеничным типом колоса.

Для генетиков и селекционеров, работающих с пшенично-пырейными гибридами над созданием растений, сочетающих многолетность пырея с пшеничным типом зерна и колоса, т. е. над получением многолетней пшеницы, этот ход формообразования должен быть серьезным предупреждением. Следует также учесть, что двадцати-

летняя работа Саратовской селекционной станции (1918—1937 гг.) над выведением пшениц с зимостойкостью ржи на основе пшенично-ржаных гибридов не дала положительных результатов.

В связи с этим остро стоит вопрос о сознательном управлении формообразованием у отдаленных гибридов, в том числе и у пшенично-пырейных гибридов.

Под сознательным управлением формообразованием у отдаленных гибридов мы понимаем получение хозяйственно-ценных растений по заранее намеченной теоретически обоснованной методике.

Для сознательного управления формообразованием необходимо, в первую очередь, решить важнейшую биологическую проблему отдаленной гибридизации — проблему создания растений, совмещающих полезные признаки разных видов и даже родов растений, которые были бы при этом константными и нормально-плодовитыми.

2. Неполные амфидиплоиды

Выводить пшенично-пырейные гибриды, сочетающие многолетность пырея с пшеничным типом зерна и колоса, при этом растения константные и высокоплодовитые, мы считаем возможным путем получения неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. Неполными амфидиплоидами мы именуем такие растения, которые имеют полный диплоидный набор хромосом одного вида и некоторую часть хромосом другого вида в диплоидном состоянии. Неполные амфидиплоиды могут быть как полиплоидными, так и анеуплоидными формами.

У пшенично-пырейных гибридов мы намечаем получить неполные амфидиплоиды, имеющие диплоидный набор твердой (или мягкой) пшеницы и 14—28 парных хромосом пырея. Мы полагаем, что эти растения будут иметь основную массу пшеничных признаков и одновременно целый ряд пырейных признаков, так как у них имеются одновременно и пырейные и пшеничные хромосомы, часть из этих неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов будет удачно сочетать многолетность пырея с пшеничным типом зерна и колоса. Неполные амфидиплоиды могут иметь биваленты при крайнем минимуме или при отсутствии унивалентов, так как у них все хромосомы имеют гомологов. Это является достаточным основанием для того, чтобы они были константными по числу хромосом и основным признакам и нормально плодовитыми растениями.

Исходя из этого, для нас в настоящее время получение многолетней пшеницы сводится в основном к получению соответствующих форм неполных амфидиплоидов. Это один из основных путей нашей работы.

3. Методика получения неполных амфидиплоидов

Мы разработали еще в 1935 г. простую и удобную методику получения неполных амфидиплоидов. Она заключается в следующем.

В о - п е р в ы х, обратим внимание на гаметы F_1 и амфидиплоидов. Цитогенетическое изучение гибридов первого поколения от скрещивания пшениц с *Agr. intermedium* показало, что фертильными гаметами F_1 являются, в основном, только те гаметы, которые имеют соматический набор хромосом, являясь нередуцированными. Например, в комбинации *Tr. durum* ($n = 14$) $\times$ *Agr. intermedium* ($n = 21$), F_1 имеет в соме 35 хромосом. Фертильными гаметами растений F_1 этой ком-

бинации являются те, которые имеют 35 хромосом, из них 14 хромосом пшеничных и 21 пырейных. Сокращенно можно обозначить гаметы F_1 этой комбинации таким образом: 14_t+21_a, где t — стоит у хромосом пшеничных и a — у хромосом пырейных. Ясно, что амфидиплоиды комбинации *Tr. durum* × *Agr. intermedium*, имея в соме 70 хромосом, образуют гаметы с 35 хромосомами, из них 14 пшеничных и 21 пырейных, т. е. гаметы амфидиплоидов такие же, как и гаметы F_1: их также можно изобразить формулой 14_t+21_a.

Во-вторых, обратим внимание на гаметы пшенично-пырейных сесквидиплоидов пшеничного типа. Для наглядности возьмем сесквидиплоид пшеничного типа из той же комбинации *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Tr. durum*, который имеет в диплоидном наборе хромосомы *Tr. durum* (28 хромосом) и в гаплоидном наборе хромосомы *Agr. intermedium* (21 хромосому), а всего 49 хромосом в соме.

Какие гаметы будут образовывать этот сесквидиплоид? Так как пшеничные хромосомы находятся в диплоидном состоянии у этого сесквидиплоида, то в мейозисе они образуют 14 бивалентов, хромосомы которых разойдутся по полюсам клетки (по 14_t). Поэтому каждая гамета сесквидиплоида будет иметь 14 хромосом пшеницы (гаплоидный набор), т. е. 14_t хромосом. Хромосомы пырея, являясь в основном унивалентными в мейозисе, будут расходиться по полюсам случайно, в силу чего, если к одному полюсу отойдет 7 хромосом, то к другому 14, а если к одному 9, то к другому 13 и т. д. В результате этого каждая гамета сесквидиплоида может иметь очень разное число хромосом пырея, теоретически от 0 до 21, а наиболее вероятно от 5 до 16; поэтому можно утверждать, что гаметы сесквидиплоидов имеют N хромосом пырея, т. е. N_a.

Таким образом, гаметы этого сесквидиплоида имеют 14 хромосом пшеницы и N хромосом пырея, т. е. их можно изобразить: 14_t+N_a, где N — от 0 до 21.

Учитывая, что первое поколение и амфидиплоиды образуют гаметы с гаплоидным набором хромосом пшеницы и гаплоидным набором хромосом пырея — 14_t+21_a в нашем примере, и что сесквидиплоиды образуют гаметы с гаплоидным набором хромосом пшеницы и с N хромосом пырея — 14_t+N_a в нашем примере, — мы наметили получение неполных амфидиплоидов путем опыления первого поколения или амфидиплоидов пыльцою сесквидиплоидов.

Проведя скрещивание F_1 со сесквидиплоидом, мы получим от слияния гаметы F_1 14_t+21_a с гаметой сесквидиплоида — 14_t+N_a — исходные растения неполных амфидиплоидов. Хромосомный состав исходных растений неполных амфидиплоидов можно изобразить формулой $14_t+14_t+21_a+N_a$, которая показывает, что эти растения имеют: диплоидный набор хромосом пшеницы (14_t+14_t); в диплоидном состоянии N хромосом пырея, так как N хромосом пырея от сесквидиплоида найдут себе гомологов среди 21-й хромосомы пырея от F_1; в гаплоидном состоянии тех пырейных хромосом F_1, которым не будет гомологов среди N хромосом пырея от сесквидиплоида, будет 21 минус N хромосом.

В потомстве от этих исходных растений неполных амфидиплоидов можно ожидать получения растений без унивалентов, которые будут иметь $14_t+14_t+N_a+N_a$, т. е. диплоидный набор хромосом пшеницы $14+14_t$ и в диплоидном состоянии некоторую часть пырейных хромосом N_a+N_a.

Эти растения и будут неполными амфидиплоидами, которые будут совмещать признаки разных видов, и в то же время будут константными и нормально плодовитыми растениями.

Из числа этих неполных амфидиплоидов можно будет отобрать растения высокой хозяйственной ценности, в том числе и растения типа «многолетней пшеницы».

4. Результаты работ по получению неполных амфидиплоидов

Проведенные работы с 1935 по 1938 г. полностью подтвердили реальность получения неполных амфидиплоидов в потомстве растений, полученных путем опыления F_1, или амфидиплоидов, пыльцою сесквидиплоидов.

Опыляя первое поколение *Tr. durum* × *Agr. intermedium* пыльцою сесквидиплоида твердой пшеницы: *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Tr. durum*, а F_1 *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* пыльцою сесквидиплоида мягкой пшеницы *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* × *Tr. vulgare*, мы получили такой же процент удачи, как и при опылении первого поколения пыльцою пшеницы, доказав скрещиваемость F_1 с сесквидиплоидом.

В результате скрещивания F_1 *Tr. durum* × *Agr. intermedium* с сесквидиплоидом твердой пшеницы *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Tr. durum* были получены исходные растения неполных амфидиплоидов, которые имели в соме разные количества хромосом от 54 до 62, наибольшее число растений имели 58—59 хромосом. Растения, имеющие 59 хромосом, получили от F_1 (♀) 35 хромосом, а от сесквидиплоида (♂) 24 хромосомы (59—35); из 24 хромосом, полученных от сесквидиплоида, 14 являются пшеничными, а 10 — пырейными. Все 24 хромосомы, полученные от сесквидиплоида, как 14 пшеничных, так и 10 пырейных, найдут себе гомологичные хромосомы среди 35 хромосом, из которых 14 пшеничных и 21 пырейных, полученных этим растением от F_1.

Поэтому в мейозисе этих растений следует ожидать 24 бивалента и 11 унивалентов. Проведенное изучение подтвердило это ожидание: действительно в большинстве клеток было обнаружено 24 бивалента и 11 унивалентов; 14 бивалентов образованы пшеничными хромосомами и 10 — хромосомами пырея. Но встречаются также клетки с большим числом бивалентов (26) при уменьшенном числе унивалентов (7); это — результат аутосиндеза пырейных хромосом, бывших унивалентными. Встречающиеся материнские клетки пыльцы с меньшим числом бивалентов, чем ожидаемое 24 (21—23), объясняется тем, что хромосомы пырея в неродственной им пшеничной плазме, несмотря на свою гомологичность, не всегда осуществляют конъюгацию, т. е. здесь имеет место то же явление, что и у полных амфидиплоидов, у которых, как правило, имеются униваленты, вследствие того, что хромосомы одного из видов находятся в неродственной им плазме другого вида.

Общий ход редукционного деления у этих растений, несмотря на наличие унивалентов, довольно правильный — фертильной пыльцы 65—80%.

По фенологическим признакам исходные растения неполных амфидиплоидов являются очень интересными формами.

Во-первых, они — высокоплодовитые растения, образующие 1—2

зерна на колосок, т. е. 25—40 зерен на один колос; следовательно, от скрещивания высокобесплодного растения F_1 (5—7% фертильных яйцеклеток и менее 0.1% фертильной пыльцы) со слабоплодовитым сесквидиплоидом, образующим от 1 до 5 зерен на колос, мы получили растения с высокой плодовитостью. Бесплодие некоторых исходных растений неполных амфидиплоидов в первый год жизни следует объяснить внешними условиями, так как на следующий год они восстанавливают свою плодовитость, и все исходные растения неполных амфидиплоидов становятся плодовитыми.

Во-вторых, исходные растения неполных амфидиплоидов являются хорошими многолетниками, имея высокую энергию отрастания куста, высокую засухоустойчивость и достаточную зимостойкость.

В-третьих, исходные растения неполных амфидиплоидов имеют колосья пшеничного типа и образуют зерна с абсолютным весом в 18—25 г, т. е. зерна, гораздо ближе стоящие к пшенице, имеющей зерна в 25—35 г, чем к пырею, имеющему зерна с абсолютным весом в 3.5—4.5 г.

Таким образом, исходные растения неполных амфидиплоидов являются многолетними, высокоплодовитыми растениями с пшеничным типом зерна и колоса. Но особенно интересным является потомство этих растений. Оно расщепляется по числу хромосом в соме; встречаются растения с числом хромосом от 50 до 65. Формообразование по биологическим признакам в потомстве этих растений идет иначе, чем в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов.

Растений многолетних, т. е. хорошо отрастающих, засухоустойчивых и достаточно зимостойких,— в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов выщепляется 90%, а в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов их выщепляется только 10—25%; в отношении фертильности следует отметить, что в потомстве этих растений выщепляется значительное количество высокофертильных растений, гораздо больше, чем в потомстве тройных гибридов и тем более в потомстве сесквидиплоидов.

Фертильных растений (полностью фертильных и среднефертильных) в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов выщепляется 26% (у сесквидиплоидов твердой пшеницы их 6.1%, а у тройных гибридов 21%); слабофертильных растений — 60% (у сесквидиплоидов их 46.4%); стерильных растений в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов только 14%, в то время как в потомстве сесквидиплоидов твердой пшеницы их 47.5%; в потомстве же тройных гибридов — 31.8%.

В потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов по типу зерна и колоса выщепляется 70.7% растений с пшеничным типом колоса, 2.3% с пшеничным колосом и 27% с промежуточным типом колоса. С пырейным типом колоса растения не выщепляются. Следовательно, по типу зерна и колоса в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов выщепляется большинство растений с пшеничным типом колоса и зерна.

Таким образом в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов мы имеем весьма благоприятный ход расщепления: 90% растений многолетних, 26% высокофертильных растений и 73% растений с пшеничным типом колоса.

Выщепляются в значительном количестве растения с высокой многолетностью, с пшеничным типом колоса и с высокой плодовитостью, т. е. хозяйственно-ценные.

Цитологическое изучение высокоплодовитых растений, выщепляющихся в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов, показывает, что у них всего 2—6 унивалентов при 21—28 бивалентах.

Это говорит о многом. Это говорит, во-первых, что потомство исходных растений неполных амфидиплоидов идет быстро к цитологическому уравновешиванию; во-вторых, что в потомстве этих растений быстро восстанавливается плодовитость; в-третьих, что в ближайшем потомстве можно ожидать цитологически сбалансированных, полностью плодовитых растений, которые имеют все возможности быть константными по основным признакам. Эти растения будут иметь диплоидный набор хромосом пшеницы и часть хромосом пырея в диплоидном состоянии; они будут иметь признаки пырея и пшеницы. Это и будут искомые, теоретически предсказанные, неполные амфидиплоиды. Следовательно, изучение потомства исходных растений неполных амфидиплоидов подтверждает реальность получения от них неполных амфидиплоидов, подтверждает правильность разработанной нами методики их получения опылением F_1 (или амфидиплоидов) пыльцой сесквидиплоидов.

Получение неполных амфидиплоидов поставит на новую ступень проблему получения растений, сочетающих полезные признаки разных видов.

VII. О формообразовании у гибридов *Tr. vulgare* × *Agr. elongatum*

У гибридов F_1 этой комбинации фертильными являются редуцированные гаметы, которые получают разное число хромосом. Вследствие этого в F_2 идет расщепление по числу хромосом в соме; преобладающее число растений второго поколения имеет 48—62 хромосомы в соме при наиболее повторяющихся числах в 54—56 хромосом. Часть 56-хромосомных растений F_2 имеет 27—28 бивалентов и является высоко плодовитой. Одновременно в F_2 идет расщепление по значительному числу биологических и морфологических признаков, в том числе и по фертильности. Основная масса растений F_2 имеет преобладание пырейных признаков по зерну, колосу и другим признакам; выщепления однолетников не замечено. В последующих поколениях параллельно уменьшению пырейных унивалентов идет выщепление форм с пшеничным типом колоса.

VIII. Пшенично-пырейные амфидиплоиды

1. Получение амфидиплоидов.

У гибридов от скрещивания 28-хромосомных видов пшениц с *Agr. intermedium* (n = 21) некоторая часть клонов способна к самоопылению. Цитологическое изучение растений, полученных от самоопыления первого поколения, показало, что они являются результатом слияния двух нередуцированных гамет первого поколения, имеют по сравнению с ним удвоенный набор хромосом, т. е. являются типичными амфидиплоидами.

Процесс получения пшенично-пырейных амфидиплоидов имеет ряд особенностей.

Во-первых, не оставляет никаких сомнений факт получения амфидиплоидов в результате слияния нередуцированных гамет при самоопылении первого поколения.

Во-вторых, выявлено, что способность гибридов первого поколения к самоопылению зависит в наибольшей мере от экотипов пшениц, от которых получено это первое поколение. При этом выявлено, что гибриды первого поколения, полученные от скрещивания пшениц I экотипа (Алжир), III экотипа (Сирия) и IV экотипа (Абиссиния) имеют наибольшее количество клонов, способных к самоопылению, и клоны от них наиболее фертильны при самоопылении. (Подробнее см. выше в разделе «Бесплодие первого поколения».)

В-третьих, самофертильные клоны первого поколения, являясь многолетними, дают зерна от самоопыления в течение целого ряда лет и сохраняют эту способность при их вегетативном размножении. Поэтому, размножая самофертильные клоны F_1 до нескольких сотен и тысяч кустов и получая от каждого куста при самоопылении десятки зерен, можно получать десятки тысяч зерен от самоопыления F_1; 95—98% этих зерен дадут амфидиплоиды. Следовательно, мы имеем возможность получать амфидиплоиды тысячами и десятками тысяч. И действительно, мы получаем пшенично-пырейные амфидиплоиды тысячами и десятками тысяч растений. Это — совершенно новое явление в генетике. До сих пор амфидиплоиды получались единичными зернами, при этом как неповторимые случаи.

2. Систематика и наименование амфидиплоидов

Амфидиплоиды нами получены в следующих комбинациях: *Triticum durum* × *Agropyrum intermedium* (n = 21), *Tr. dicoccum* × *Agr. intermedium*, *Tr. turgidum* × *Agr. intermedium*, *Tr. persicum* × *Agr. intermedium*, *Tr. polonicum* × *Agr. intermedium*.

Получив огромное количество амфидиплоидов от скрещивания с *Agr. intermedium* пяти разных видов пшениц, при этом пшениц разных экотипов и сортов, мы стоим перед настоятельной необходимостью систематизировать полученные формы. Полагая, что амфидиплоиды, полученные от скрещивания двух родов, следует выделять в особый экспериментально полученный род, пшенично-пырейные амфидиплоиды мы склонны выделить в род *Agrotriticum*.

Получив пшенично-пырейные амфидиплоиды от скрещивания разных видов пшениц с пыреем, мы считаем их разными видами рода *Agrotriticum*. Поэтому амфидиплоиды от комбинации *Tr. durum* × *Agr. intermedium* мы именуем *Agrotriticum durum*, где *Agrotriticum* — род, *durum* — вид.

Именуя подобно этому амфидиплоиды других выше перечисленных комбинаций, можно сказать, что мы экспериментально получили следующие 5 новых видов растений: *Agrotriticum durum*, *Agrotriticum dicoccum*, *Agrotriticum turgidum*, *Agrotriticum persicum*, *Agrotriticum polonicum*.

Растения разных видов амфидиплоида имеют яркие отличительные признаки.

Более того, амфидиплоиды *Agrotriticum durum*, полученные от скрещивания разных экотипов и разновидностей с пыреем, очень отличаются друг от друга и сохраняют свои различия при размножении. Это позволяет нам выделять внутри этого вида целый ряд ярко выделяющихся рас.

Таким образом, экспериментально получен род, имеющий 5 видов, а внутри видов расы.

Не отрицая наличия ряда принципиальных отличий между родом, созданным ходом эволюционного процесса в природе, и родом, экспериментально полученным человеком, мы находим полную необходимость считать *Agrotriticum* экспериментально полученным родом, имеющим целый ряд также экспериментально полученных видов и рас.

3. Характеристика амфидиплоидов

Амфидиплоиды всех вышеуказанных комбинаций получены от первого поколения, имевшего 35 хромосом в соме, и имеют, как и следовало ожидать, 70 хромосом в соме. Редукционное деление у пшенично-пырейных амфидиплоидов проходит довольно правильно. В диакинезе и в метафазе гетеротипного деления образуется 33—35 бивалентов и 0—6 унивалентов. Иногда число унивалентов доходит до 8. Наиболее часто встречаются клетки, имеющие 2—4 унивалента. Это небольшое количество унивалентов при значительном количестве бивалентов резких нарушений в ход мейозиса не вносит.

В результате амфидиплоиды, имея 93—97% фертильной пыльцы, являются высоко плодовитыми растениями, образующими 30—50 зерен на один колос при коэффициенте плодовитости в 1.6—2. Цветение открытое, но при изоляции на самоопыление фертильность не снижается.

Следовательно, амфидиплоиды способны и к самоопылению, и к перекрестному опылению.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды являются многолетними растениями, с большой энергией отрастания кустов после их сжатия или созревания колосьев.

Корневая система их, как правило, без корневищ, дерновая, мощная.

Тип зерна и колоса у разных видов *Agrotriticum* различный. *Agrotr. persicum* и *Agrotr. polonicum* имеют колос с преобладанием пшеничных признаков; зерно этих видов амфидиплоида имеет сравнительно высокий абсолютный вес в 22—32 г.

У других видов амфидиплоида, особенно у *Agrotriticum durum* большая изменчивость по типу колоса и зерна: от колосьев пырейного типа, дающих зерна с абсолютным весом в 15—18 г, до колосьев пшеничного типа с более крупным зерном, имеющим абсолютный вес 20—25 г.

Тип зерна и колоса зависит в этом случае в наибольшей мере от форм пшениц, вовлеченных в скрещивания с пыреем.

Амфидиплоиды образуют мощные кусты, в первый год жизни до 50 стеблей, во второй год — 200 и более стеблей. У форм с пырейным типом колоса стебли тонкие, пырейные. Кусты обильно, высоко, почти до самых колосьев облиствены широкими листьями, не поражающимися ржавчиной.

Колошение амфидиплоидов происходит одновременно с колошением твердых (яровых) пшениц—7—10 июня; созревают амфидиплоиды позже яровых пшениц на 3 дня — 10—15 июля.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды по основным признакам константны, однако, по целому ряду мелких признаков растения может итти расщепление.

4. Возможности практического использования амфидиплоидов

Изложенная характеристика пшенично-пырейных амфидиплоидов позволяет наметить самое широкое практическое использование их как многолетней злаковой травы, как кормового растения на зерно и в качестве исходного материала для селекции многолетних пшениц.

Мощные, плотные, тонкостебельные кусты с богатой листвой, поднимающейся до самых колосьев, способность хорошо отрастать после скашиваний, огромная кустистость, значительная высота растений (1—1.2 м) пшенично-пырейных амфидиплоидов, их иммунитет к ржавчине, их полная плодовитость — говорят о высоких качествах амфидиплоидов как многолетней злаковой травы. Особо следует подчеркнуть, что мощная мочковатая корневая система амфидиплоидов способна восстанавливать структуру и плодородие почвы, как и лучшие многолетние злаки. Это является важной предпосылкой для продвижения пшенично-пырейных амфидиплоидов в травяные клинья полей севооборотов.

Продуктивность амфидиплоидов как травы нами не учтена, но все данные изучения говорят о возможности их огромной продуктивности.

Амфидиплоиды травяного типа, давая зерно с абсолютным весом в 16—18 г, кроме использования его на траву и сено, могут дать значительный урожай мелкого пшеничного типа зерна. Это зерно может быть широко использовано на корм скоту и птицам как концентрат.

Получение концентрированных кормов от многолетних растений представляет огромный интерес для народного хозяйства.

Нужна ли многолетняя злаковая трава типа амфидиплоида нашему социалистическому сельскому хозяйству?

На юге СССР продуктивной многолетней злаковой травы в посевах нет, так как нет продуктивных видов трав. Введение правильных травопольных севооборотов требует на поля севооборотов многолетние злаковые травы как в качестве компонентов к люцерне, так и для чистых посевов, ибо бобовые травы не создают желательной структуры почвы. Поэтому социалистическое сельское хозяйство в южной части СССР испытывает нужду в продуктивной многолетней злаковой траве, которой может и должен стать пшенично-пырейный амфидиплоид.

Исходя из этого, имеющиеся у нас формы пшенично-пырейного типа амфидиплоида мы усиленно размножаем на площади в 0.8 га (1938 г.).

Параллельно с размножением мы ведем отбор амфидиплоидов с пырейным типом куста, которые могут быть продуктивными сортами многолетних трав.

С другой стороны, многие крупнозерные амфидиплоиды отбираются нами как исходный материал для выведения форм кормовых растений на зерно и форм многолетней пшеницы.

Легкое расщепление в потомстве амфидиплоидов поможет нам отобрать наиболее ценные формы, сочетающие многолетность пырея с пшеничным типом зерна и колоса.

Отбор пшенично-пырейных амфидиплоидов многолетних с крупным зерном может привести нас к получению многолетнего крупнозерного растения, зерно которого можно будет использовать как

кормовое зерно, как высокоценный концентрированный корм. Колос этих форм может быть неполностью культурным. От этих форм мы ожидаем высоких урожаев кормового зерна и значительных укосов травы на сено.

Наконец, отбор многолетних форм с культурным пшеничным типом зерна в потомстве пшенично-пырейных амфидиплоидов приведет нас к выведению таких гибридов, которые могут с полным правом именоваться «многолетней пшеницей». Особенно перспективен этот отбор из *Agrotriticum persicum*.

В заключение мы остановимся на характеристике путей выведения сортов многолетней пшеницы, которые применяются в нашей работе.

Основной путь выведения многолетней пшеницы и многолетних кормовых форм на зерно — это создание неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов по разработанной нами методике, т. е. от опыления первого поколения, или амфидиплоидов, пыльцою сесквидиплоидов пшеничного типа. Ценными являются неполные амфидиплоиды с диплоидным набором хромосом твердой пшеницы; особенно ценными, видимо, будут неполные амифидиплоиды с диплоидным набором хромосом мягкой пшеницы.

Вторым по важности является путь отбора амфидиплоидов с культурным колосом и крупными выполненными зернами.

Применяется нами также путь отбора многолетних, плодовитых форм с пшеничным типом зерна и колоса в потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа. Этот путь может дать многолетние формы на основе аутосиндеза пырейных хромосом. Однако, при работе этим методом, видимо, будут получены только формы с ослабленной многолетностью (2 и 3-летние) и, кроме того, при этом необходим огромный масштаб работы, особенно в F_3, где идет расщепление и где нужно иметь 100—200 тысяч растений каждой из изучаемых комбинаций.

Несмотря на колоссальные трудности создания многолетней пшеницы, эта важнейшая народнохозяйственная проблема может быть решена и должна быть решена учеными нашей социалистической Родины.

Выводы

Исходным моментом формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов от скрещивания пшениц с *Agr. intermedium* является тот установленный нами факт, что у первого поколения почти все редуцированные гаметы являются стерильными, а фертильными бывают только гаметы нередуцированные.

Вследствие этого, при опылении первого поколения пыльцою пшениц получаются в условном F_2 сесквидиплоиды и тройные гибриды пшеничного типа; при опылении первого поколения пыльцою пыреев получаются также сесквидиплоиды или тройные гибриды, но пырейного типа; при самоопылении первого поколения, в результате слияния двух нередуцированных гамет, получаются пшенично-пырейные амфидиплоиды.

Пшенично-пырейные сесквидиплоиды пшеничного типа от 28-хромосомных пшениц типа *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Tr. durum*, имеющие в соме 49 хромосом; сесквидиплоиды от 42-хромосомных пшениц типа *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* × *Tr. vulgare*, имеющие в соме 63 хромосомы; тройные гибриды типа *Tr. durum* × *Agr. inter-*

medium × *Tr. vulgare*, имеющие в соме 56 хромосом,—являются 2—5-летними растениями, с пшеничным типом колоса, образующими довольно крупные, но недовыполненные зерна с абсолютным весом в 23—35 г, в той или иной мере фертильными, образующими от 1 до 40 зерен на 1 колос.

Пырейные сесквидиплоиды типа *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Agr. intermedium*, имеющие в соме 56 хромосом; пырейные тройные гибриды типа *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Agr. elongatum* (70 хромосом в соме) являются по фенотипическим признакам очень близкими к пырею и в то же время высокобесплодными растениями. Бесплодие этих гибридов объясняется нами тем, что у них пырейные хромосомы конъюгируют в неродственной им пшеничной плазме. Изучение редукционного деления у сесквидиплоидов пшеничного типа показало наличие аутосиндеза 14 хромосом *Agr. intermedium*, которые образуют до 7 бивалентов; родство аутосиндетически конъюгирующих хромосом пырея неполное, чем и объясняется колебание в числе бивалентов как у сесквидиплоидов, так, частично, и в F_1.

В потомстве сесквидиплоидов и тройных гибридов пшеничного типа выщепляются в основном однолетние или двухлетние растения с пшеничным типом колоса; большинство их в той или иной мере бесплодны.

Получение растений, сочетающих многолетность пырея и пшеничный тип зерна и колоса в потомстве этих растений, является трудным и мало перспективным, хотя принципиально возможным (в силу наличия аутосиндеза пырейных хромосом). Выведение сортов многолетней пшеницы возможно только на основе решения важнейшей и труднейшей биологической проблемы отдаленной гибридизации — проблемы сочетания в одном растении признаков разных далеких видов, хромосомы которых не конъюгируют.

Мы считаем вполне возможным решение этой проблемы путем получения неполных амфидиплоидов, т. е. таких гибридов, которые имеют диплоидный набор хромосом одного вида и часть хромосом в диплоидном состоянии другого вида. Выведение многолетней пшеницы должно итти путем получения пшенично-пырейных неполных амфидиплоидов, которые будут высокоплодовитыми, константными, по основным признакам растениями, обладающими и признаками пшеницы и признаками пырея, как растения, имеющие хромосомы этих двух родов.

Придавая исключительное значение неполным амфидиплоидам, мы разработали методику их получения, заключающуюся в скрещивании первого поколения, образующего нередуцированные гаметы, или амфидиплоида с сесквидиплоидом.

Опылив F_1 *Tr. durum* × *Agr. intermedium* пыльцою сесквидиплоида *Tr. durum* × *Agr. intermedium* × *Tr. durum*, мы получили исходные растения неполных амфидиплоидов, являющиеся плодовитыми многолетними растениями, в потомстве которых можно будет отобрать неполные амфидиплоиды. Нами уже отобраны в потомстве исходных растений неполных амфидиплоидов растения, имеющие диплоидный набор хромосом твердой пшеницы (28), и 14—28 попарно конъюгирующих хромосом пырея, растения, у которых имеется всего 4—6 унивалентов.

Это высокоплодовитые, многолетние растения, с пшеничным типом зерна и колоса. В потомстве этих растений мы надеемся отобрать растения без унивалентов, которые и будут типичными

неполными амфидиплоидами, часть которых будет представлять крупную хозяйственную ценность.

При самоопылении гибридов первого поколения от скрещивания пшениц с *Agr. intermedium*, в результате слияния нередуцированных гамет, мы получили пшенично-пырейные амфидиплоиды в следующих комбинациях: *Triticum durum* × *Agropyrum intermedium*, *Tr. dicoccum* × *Agr. intermedium*, *Tr. turgidum* × *Agr. intermedium*, *Tr. persicum* × *Agr. intermedium*, *Tr. polonicum* × *Agr. intermedium*.

Так как один куст F_1 каждый год дает от 1 до 60 зерен от самоопыления, а кустов, способных к самоопылению, у нас несколько сот, то мы получаем ежегодно несколько десятков тысяч зерен, от которых получаем десятки тысяч амфидиплоидов. Это массовое получение амфидиплоидов является совершенно новым явлением в генетике.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды выделены нами в особый экспериментально полученный род *Agrotriticum*. Амфидиплоиды, полученные от гибридов с разными видами пшениц, мы выделяем в отдельные виды рода *Agrotriticum*.

Наименованием вида амфидиплоида мы оставляем наименование вида пшеницы, поэтому амфидиплоид от комбинаций *Tr. durum* × *Agr. intermedium* мы именуем *Agrotriticum durum*. В соответствии с этим мы получили 5 видов амфидиплоидов: *Agrotriticum durum*, *Agrotriticum dicoccum*, *Agrotriticum turgidum*, *Agrotriticum persicum*, *Agrotriticum polonicum*. В некоторых видах амфидиплоидов мы получили ясно отличимые, устойчивые расы.

Это первый случай в генетике экспериментального получения рода, имеющего пять видов, виды которого при этом имеют расы.

Все полученные виды амфидиплоида имеют 70 хромосом в соме; в мейозисе они имеют 33—35 бивалентов и 0—6 унивалентов; иногда унивалентов до 8. Растения высокоплодовитые, многолетние с колосом как пырейного, так и пшеничного типов. Абсолютный вес зерен разный у разных видов, в общем, колеблется от 15 до 32 г. Корневая система их без горизонтальных корневищ, они иммунны к ржавчине, хорошо облиствены.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды могут широко использоваться как многолетняя злаковая кормовая трава (на сено и на кормовое зерно), в которой сильно нуждаются колхозы и совхозы южной части СССР, где нет продуктивных злаковых трав и где они особенно нужны в связи с введением правильных травопольных севооборотов.

Пшенично-пырейные амфидиплоиды могут использоваться как исходные формы для отбора многолетней пшеницы.

Формообразовательный процесс у гибридов пшениц с *Agr. elongatum* идет иначе, чем описанный процесс формообразования у гибридов *Agr. intermedium*. В первом поколении фертильными являются редуцированные гаметы. Поэтому в F_2 происходит расщепление по числу хромосом в соме и связанное с ним расщепление по огромному количеству признаков растения. Процесс расщепления ведет к получению, с одной стороны, более или менее константных форм с преобладанием признаков пырея на основе аутосиндеза пырейных хромосом; с другой, этот процесс ведет к получению растений пшеничного типа однолетних или с ослабленной многолетностью.

Государственная селекционная станция.
Краснодар.

Поступило
19. III. 1938 г.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. А. ВАКАР

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ $F_1 - F_6$ ГИБРИДОВ *TRITICUM VULGARE* (HOST) × *AGROPYRUM INTERMEDIUM* (HOST) P. B. [= *AGR. GLAUCUM* (DESF.) ROEM ET SCHULT]

Автор произвел цитологическое исследование F_I гибридов *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* и обнаружил высокое количество бивалентных хромосом (до 14) и притом замкнутого типа. Геномный анализ *Agropyrum intermedium*, проведенный на основе изучения гибридов этого вида пырея с пшеницами мягкого и твердого ряда, приводит к установлению для него следующей формулы: $A_a + D_a + X_2$ (Y). Формообразование на основе цитологического изучения гибридов *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* в $F_1 - F_6$ в геномных обозначениях может быть представлено в следующем виде: *Triticum vulgare* $(A_t + Bt + D_t)$ × *Agropyrum intermedium* $(A_a + D_a + X_2) = F_1\ A_a A_t + B_t + D_t + D_a + X_2 = 7_{II} + 28_I = 42$ (2n). F_2 получено было от скрещивания F_1 × *Triticum vulgare* или $A + B_t + D_t + D_a + X_2$, (♀ жизнеспособные гаметы F_1) $\times A_t + B_t + D_t = F_2\ AA_t + B_t B_t + D_t D_t + D_a + X_2 = 21_{II} + 14_I$; третье и последующие поколения, полученные от самоопыления растений соответствующих предыдущих поколений, обнаружили следующий геномный состав $AA + B_t B_t + D_t D_t + D_a D_a + X_2X_2 + p(D_a + X_2)$, где $AA = 7_{II}$, $B_t B_t = 7_{II}$, $D_t D_t = 7_{II}$, $D_a D_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$, $p(D_a + X_2) = 0 - 14_I$.

При условии $D_a D_a = O$, $X_2X_2 = 0$ и $p(D_a + X_2) = 0$ возникают формы $AA + B_t B_t + D_t D_t$ с 21_{II} пшеничного типа; когда $D_a D_a = 7_{II}$, $X_2X_2 = 0$ и $p(D_a + X_2) = 0$, возникают формы $AA + B_t B_t + D_t D_t + D_a D_a$ с 28_{II} тоже пшеничного типа; когда $X_2X_2 = 7_{II}$, $D_a D_a = 0$ и $p(D_a + X_2) = 0$, возникают формы $AA + B_t B_t + D_t D_t + X_2X_2$ с 28_{II} пырейного типа; наконец, когда $D_a D_a = 7_{II}$ и $X_2X_2 = 7_{II}$, должны возникать 70-хромосомные формы с 35_{II} состава $AA + B_t B_t + Dt Dt + D_a D_a + X_2X_2$ промежуточного или пыреистого типа. Когда $D_a D_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$ и $p(D_a + X_2) = 0 - 14_I$, возникают неустойчивые формы с наличием бивалентов в пределах от 21 до 35 и с наличием унивалентов от 0 до 14. Все разнообразие форм в пределах каждой константной группы пшенично-пырейных гибридов *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* с наличием в мейозисе 21_{II}, 28_{II} и 35_{II} зависит от тех или иных размеров замещения хромосом генома A_t на хромосомы генома A_a.

Введение.

Цитологическое изучение пшенично-пырейных гибридов до последнего времени захватывало по преимуществу лишь первое поколение этих гибридов. Так, мои работы, до сих пор опубликованные, были посвящены изучению первого поколения гибридов твердой и мягкой пшеницы с двумя видами пырея — *Agropyrum intermedium* (Host.) P. B. и *Agr. elongatum* (Host.) P. B, скрещивающимися с видами рода *Triticum* L. (Вакар, 1934, 1935 a, 1935 b, 1935 c, Wakar, 1935). Также работы академика Сапегина (1935), Саратовской селекционно-генетической станции (Н. В. Фаворский, 1936), В. А. Хижняка (1936), Т. П. Сипкова (1936) и Peto (1936) описывают в основном течение мейозиса у первого поколения пшенично-пырейных гибридов.

Пшенично-пырейные гибриды впервые были получены лишь в 1930 г. (Н. В. Цицин, 1933). До этого времени о родстве видов рода *Triticum* с видами рода *Agropyrum* существовало мнение, считавшее представителей этих родов настолько отдаленно родственными, что даже самая возможность гибридизации между ними считалась сомнительной и даже мало вероятной.

После того, как гибридизация между видами рода *Triticum* и видами *Agropyrum intermedium* и *Agr. elongatum* удалась, естественно, было необходимо в первую очередь установить степень родственной близости видов пшеницы с этими видами пырея. О близости родства между ними говорил уже небывало высокий для междуродовых скрещиваний процент удачи при их гибридизации. Более точные данные о близости родства мог дать так называемый геномный анализ пшенично-пырейных гибридов и именно их первого поколения, почему на цитологическое изучение первого поколения пшенично-пырейных гибридов и было обращено главнейшее внимание со стороны их исследователей.

Исследование мейозиса у первого поколения пшенично-пырейных гибридов обнаружило два выдающихся факта, именно: 1) необычно высокое для межродовых гибридов число бивалентных хромосом в гетеротипическом делении и 2) наличие бивалентов «замкнутого» типа. Оба эти факта являются показателями весьма близкого родства между пшеницами мягкого и твердого ряда (Schulz, 1914), с одной стороны, и видами *Agropyrum intermedium* и *Agr. elongatum* — с другой.

Геномный анализ, основанный на числе конъюгирующих хромосом видов пшеницы *Triticum vulgare* и *Tr. durum* с хромосомами видов пырея *Agr. intermedium* и *elongatum*, привел к заключению, что *Agropyrum elongatum* имеет в своем составе три генома, сходные со всеми тремя геномами *Triticum vulgare* — A, B и D и, кроме того, он обладает еще двумя сходными между собою геномами (так как хромосомы этих геномов способны к аутосиндетической конъюгации друг с другом) X_1 и X_2, специфичными для пырея, а *Agropyrum intermedium* имеет с *Triticum vulgare* только два общих генома A и D, кроме которых этот вид пырея имеет в своем хромосомном составе еще геном X_2 (или быть может какой-либо особый геном Y). Соответственно вышеприведенному *Agropyrum elongatum* имеет с *Triticum durum* только два общих генома A и B, a *Agropyrum intermedium* лишь один общий геном A. На основании геномного анализа видов пырея *Agropyrum intermedium*

и *A. elongatum* можно было уже приступить к изучению мейозиса у старших поколений пшенично-пырейных гибридов, чтобы на основании этого изучения попытаться объяснить те формообразовательные процессы, которые обнаруживаются у пшенично-пырейных гибридов при их генетическом изучении. Настоящее исследование и является такою попыткой в отношении гибридов *Triticum vulgare* Host. × *Agropyrum intermedium* (Host.) P. B.

Методы исследования

Материал фиксировался по Карнуа (колоски) и Навашину (корешки) и окрашивался в генциан-виолете по Ньютону и в гематоксилине по Гейденгайну. Частично был использован и ацето-карминовый метод, дававший нередко превосходные результаты. При заливке материала в парафин он резался на 18 μ, что давало вполне удовлетворительные результаты. Просмотр препаратов велся в микроскоп К. Цейсса при окуляре с собственным увеличением 15× и при масленно-иммерсионном объективе 90×. Зарисовка фигур деления была произведена при помощи рисовального аппарата Аббе — большая модель Цейсса. Материал для исследования был получен мною от Н. В. Цицина, которому выражаю свою благодарность.

Результаты исследования

Первое поколение гибридов *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* цитологически было исследовано мною подробно раньше (Вакар, 1935 a, 1935 b). Повторю здесь, что соматическое число хромосом у F_1 *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* равно 42, а в мейозисе обнаруживается наличие до 14 бивалентов при 14 унивалентах (фиг. 1). Однако, некоторые растения первого поколения обнаруживали в мейозисе только 7 бивалентов и 28 унивалентных хромосом. Этот факт говорит о том, что, по всей вероятности, *Agropyrum intermedium* имеет лишь один геном, особенно близкий к одному из геномов мягкой пшеницы, предположительно геном A_a, другой же геном этого вида пырея, предположительно геном D_a, в различных его расах имеет то бо́льшую, то меньшую близость к соответствующему геному пшеницы D_t.

Весь ход редукционного деления у F_1 *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* является сильно нарушенным, хотя можно наметить некоторые общие черты течения мейозиса, именно: в первом делении биваленты делятся, и их половинки правильно расходятся к полюсам, а униваленты после расхождения половинок бивалентов к противоположным полюсам занимают экваториальное положение и здесь эквационно делятся. Половинки унивалентов также направляются к противоположным полюсам. Таким образом первое мейотическое деление протекает весьма сходно с течением соответствующего деления у пентаплоидных пшеничных гибридов. Второе деление протекает весьма нарушенно, оно сопровождается массою отстающих хромосом, в результате чего все тетрады образуются с клюмпами и микроядрами. Кроме тетрад, весьма обычны триады, пентады, гексады и иногда встречались даже октады.

Первое поколение гибридов *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* обычно самостерильно. О самофертильном F_1 гибридов *Tr. vul-*

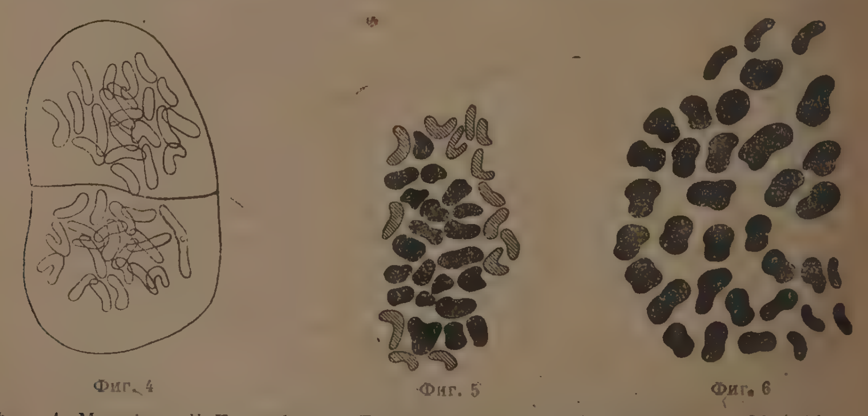
gare × *Agr. intermedium* и его цитологии мною уже сообщалось ранее (Вакар, 1935 b). В настоящем сообщении будут приведены данные по цитологии F_2, полученном от опыления F_1 (*Tr. vulgare* × *Agr. intermedium*) пыльцою *Tr. vulgare*.

В редукционном делении этого F_2, как правило, в метафазах I наблюдалось число хромосом 35 или близкие к нему числа. При наблюдении

Фиг. 1. Анафаза I F_1 — гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 14 + 14 + 14 хромосом

Фиг. 2. Метафаза I F_2 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 14_{I}$

Фиг. 3. Анафаза I F_2 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 21_{II} на одн. из полюсов.



Фиг. 4. Метафаза II F_2 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 21 + 21

Фиг. 5. Метафаза I F_3 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 14_{I}$

Фиг. 6. Метафаза I F_3 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $28_{II} + 7_{I}$

пластинок хромосом сверху обнаруживалось, что бивалентные хромосомы занимали центральную часть пластинки и их было всегда 21, униваленты же в числе 14 (иногда меньше) занимали периферическую часть пластинки (фиг. 2). Анафазы I при наблюдении их сверху позволяли сосчитывать на их полюсах по 21 хромосоме, что также служит подтверждением, что в F_2 образуется обычно 21 бивалент (фиг. 3). Униваленты в анафазах I большею частью правильно делятся на экваторе и направляются после разделения сво-

ими половинками к противоположным полюсам. Так как, однако, не все униваленты включаются в дочерние ядра, то числа хромосом в метафазах II не всегда одинаковы, и парные клетки (диады) имеют часто различные числа хромосом. Диады часто имеют клюмпы (невключенные в ядро дегенерирующие в плазме хромосомы) и метафазы II обнаруживают числа хромосом меньшие 35. В одном

Фиг. 7

Фиг. 8

Фиг. 9

Фиг. 7. Метафаза I F_3 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 7_I$
Фиг. 8. Метафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 14_I$
Фиг. 9. Анафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $22_{II:2} + 10_I$

Фиг. 10

Фиг. 11

Фиг. 12

Фиг. 10. Метафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 17_I$
Фиг. 11. Анафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $23_{II:2} + 5_I$
Фиг. 12. Анафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $28_{II:2} + 5_I$

случае даже наблюдалась метафаза II с 21 хромосомами в каждой из диадных клеток (фиг. 4). Второе деление протекает очень нарушенно. В анафазах II наблюдается всегда значительное отставание хромосом и второе деление заканчивается весьма часто образованием не только тетрад, но и триад, пентад, гексад и проч. Кроме того, тетрады часто состоят из 4 неравных клеток, а сами клетки как тетрад, так и триад, пентад и т. д. содержат не только по одному ядру, но часто по 2, по 3 крупных ядра, да еще по 1—2 микронуклеусу. Наряду со сверхкомплектными ядрами, присутствуют также клюмпы.

Третье поколение пшенично-пырейных гибридов *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium*, бывшее в изучении, получено от самоопыления F_2. В редукционном делении F_3 тоже обычно много ненормальностей, свидетельствующих о гибридности растений, его составляющих.

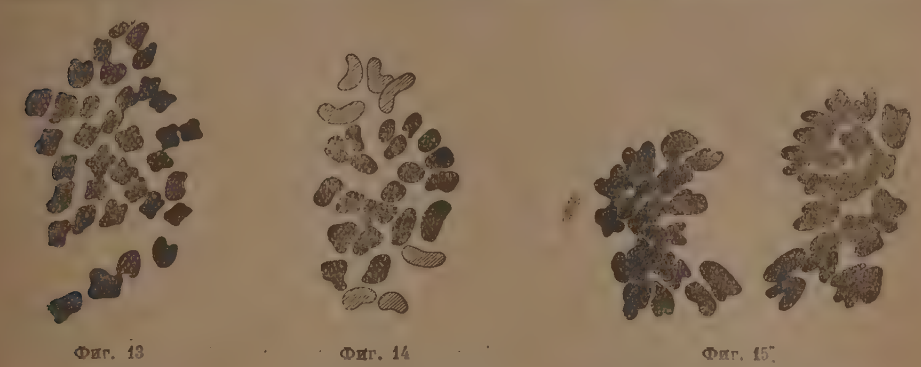
Метафазы I различных растений обнаруживают числа хромосом от 28 до 35, причем при наличии 35 хромосом можно было наблюдать (а) $21_{II} + 14_I$ (фиг. 5) и (б) $28_{II} + 7_I$ (фиг. 6). *При наличии 28*

хромосом наблюдались $21_{II}+7_{I}$ (фиг. 7). Промежуточные числа между 28 и 35 хромосомами обнаруживали разные числа бивалентов в пределах от 21 до 28 и разные числа унивалентов, от 3 до 14. При этом униваленты, как правило, располагались по периферии пластинки, а биваленты занимали ее центральную часть. На полюсах анафаз I легко сосчитывалось число хромосом, происшедших от разъединения бивалентов; оно, как правило, было или 28 или 21. Униваленты в анафазах I делятся на экваторе и посылают свои половинки к противоположным полюсам. Второе деление отличается сильными нарушениями. Отставание и выбрасывание в плазму хромосом — явление здесь совершенно обычное, что ведет к образованию клюмп и добавочных ядер в тетрадах. Вместо тетрад нередко образуются пентады, гексады и т. п. образования. Что касается чисел хромосом, обнаруживающихся во втором делении, то оно обычно всегда меньше 35. Так, в метафазах II были, например, зарегистрированы следующие числа в диадных клетках: 29+28, 29+30, 32+30 и др. Иногда обе диадные клетки содержат одинаковые числа хромосом, например 28+28.

Четвертое поколение гибридов *Tr. vulgare* × *A. intermedium*, полученное в результате самоопыления растений третьего поколения, в метафазах I деления чаще всего обнаруживало 35 хромосом, из которых 21 были бивалентного типа и занимали центральную часть пластинки, 14 имели вид унивалентов и располагались по периферии (фиг. 8). Иногда, однако, число хромосомных единиц в метафазах I поднималось выше 35, достигая 38—40, причем и число унивалентов могло становиться более 14, также и число бивалентов могло превышать 21. Так, на фиг. 9 можно видеть полюс анафазы I с 22 хромосомами, происшедшими в результате разъединения бивалентов. По периферии они окружены 10 унивалентами, лежащими в плоскости экватора. На фиг. 10 изображена метафаза I с 38 хромосомами, из которых 21 бивалентные и 17 унивалентные. В одном случае наблюдался полюс анафазы с 23 половинками бивалентов и с 5 унивалентами в экваториальной плоскости (фиг. 11). Число бивалентов у растений F_4 может повышаться до 28 (фиг. 12) и даже до 35 (фиг. 13). Число унивалентов у различных растений F_4 тоже неодинаково. Так, встречались растения, которые при 21 бивалентных хромосомах имели не 14 унивалентов, а меньшее число, например, 7 (фиг. 14) или даже не имели унивалентов вовсе (фиг. 15). Такие формы без унивалентов отличаются нормальным мейозисом и нормальной плодовитостью. Они обладают соматическим числом хромосом, равным 42, и в гетеротипном делении образуют 21 бивалент, не имея вовсе унивалентов.

Как можно было уже видеть из приведенных рисунков, анафазы I сопровождаются отставанием унивалентных хромосом. Они обычно занимают после расхождения бивалентов экваториальную плоскость, здесь эквационно делятся, и их половинки направляются к противоположным полюсам. Однако, не всегда все эти «унихроматидные» хромосомы включаются в дочерние ядра. Часть их может оставаться в плазме, образовывать здесь клюмпы, а иногда и микронуклеусы, которые затем дегенерируют. В метафазах II наблюдались поэтому обычно числа хромосом, более низкие, чем 35, например, 27+30, 28+28, 26+28, 24+25. Анафазы II всегда обнаруживают отстающие хромосомы и тетрады большею частью содержат клюмпы, а иногда и дополнительные ядра.

В пятом поколении уже часто наблюдаются растения с нормальным мейозисом. Они обнаруживают в метафазах I наличие 21 бивалентных хромосом при полном отсутствии унивалентов, как это нами отмечено и для F_4 (фиг. 16). Нередко, однако, в F_5 можно наблюдать и другие числа хромосом — 28, 31, 35. Среди 28-хромосомных растений отмечено одно, которое не имело вовсе унивалентов, и все его 28 хромосом (за исключением может быть только одной) были бивалентными (фиг. 17). Растения с 35 хромосомами обнаруживали 21 бивалентные хромосомы и 14 унивалентных. Весь



Фиг. 13. Анафаза I F_1 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $35_{II/2}$
Фиг. 14. Метафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II} + 7_{I}$
Фиг. 15. Анафаза I F_4 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II/2} + 21_{II/2}$

Фиг. 16. Метафаза I F_5 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 21_{II}
Фиг. 17. Метафаза I F_5 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 28_{II}
Фиг. 18. Метафаза I F_6 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с 21_{II}
Фиг. 19. Анафаза I F_6 гибрида *Tr. vulgare* × *Agr. intermedium* с $21_{II/2}$

характер мейозиса у F_5 совершенно сходен с таковым F_4: униваленты отстают, делятся на экваторе в первом делении и догоняют половинки разъединившихся бивалентов, достигших полюсов клетки. Во втором делении то же отставание и выбрасывание хромосом в плазму с последующим образованием клюмп и микроядер при формировании микроспор. Само собою понятно, что, когда униваленты отсутствовали, мейозис протекал правильно.

В шестом поколении мне встретились лишь 42-хромосомные формы с наличием в метафазе I 21 бивалентных хромосом (фиг. 18). Также и на полюсах анафаз I насчитывалось по 21 хромосомной отдельности (фиг. 19). Униваленты и отстающие хромосомы отсут-

ствовали, и весь мейозис у F_6 протекал совершенно нормально. Второе деление, тетрадообразование и образование пыльцы шло также без каких-либо нарушений.

Обсуждение полученных результатов

В начале настоящей работы было уже отмечено, что *Triticum vulgare* обладает наличием трех геномов — A_t, B_t и D_t. При скрещивании мягкой пшеницы с *A. intermedium*, соматическое число хромосом которого равно, как и *Tr. vulgare*, 42, возникает F_1, которое, как и оба родителя, обладает наличием 42 соматических хромосом. Это F_1 в редукционном делении образует или 7 или 14 бивалентов в зависимости от расы исходной родительской формы пырея. Так как в то же время первое поколение от скрещивания *Tr. durum* $\times$ *A. intermedium* образует в мейозисе только 7 бивалентов (Вакар, 1934; Фаворский, 1936), то, очевидно, что *Agr. intermedium* должен иметь только один общий геном с *Tr. durum* и два с *Tr. vulgare*. Условию наличия 7 бивалентов у F_1 — гибридов *Tr. durum* $\times$ *A. intermedium* удовлетворяет принятие наличия у *A. intermedium* двух геномов A_a и D_a, близких к геномам мягкой пшеницы A_t и D_t, и наличия еще одного особого генома X_2, не родственного ни одному из геномов пшеницы, специфичного для пырея. Так как, далее, F_1 *Tr. vulgare* $\times$ *A. intermedium* не всегда однородно, и отдельные растения, его составляющие, обнаруживают в мейозисе не 14, а лишь 7 бивалентов, то отсюда следует заключить, что один из геномов *A. intermedium* более близок одному из геномов мягкой пшеницы, чем другой геном *A. intermedium* другому геному *Tr. vulgare*. Допустим, что более близкими, более родственными геномами являются A_t и A_a, а более удаленными D_t и D_a, так что, когда мы наблюдаем в мейозисе F_1 *Tr. vulgare* $\times$ *A. intermedium* наличие только семи бивалентов, то принимаем, что конъюгируют между собою хромосомы геномов A_t и A_a, а хромосомы геномов D_t и D_a друг с другом не конъюгируют. Сделав эти предварительные замечания, мы можем теперь перейти к обсуждению вопроса о формообразовательных процессах у пшенично-пырейных гибридов.

Мы можем изобразить скрещивание между *Tr. vulgare* $\times$ *A. intermedium* в геномных формулах следующим образом: ♀ *Tr. vulgare* $A_t + B_t + D_t$ $\times$ ♂ *A. intermedium* $A_a + D_a + X_2$ $F_1 = A_tA_a + B_t + D_t + D_a + X_2 = 7_{II} + 28_I$.

Второе поколение было получено путем опыления F_1 пыльцою пшеницы, т. е. ♀ F_1 $\times$ ♂ *Tr. vulgare.*

Так как в метафазах I F_2 насчитывалось, как правило, 35 хромосомных отдельностей (иногда несколько меньше), среди которых присутствовали 21 бивалентных хромосомы и 14 унивалентных, и так как пыльца *Tr. vulgare* доставляла всегда 21 хромосому в составе геномов $A_t + B_t + D_t$, то, очевидно, женские жизнеспособные гаметы F_1 должны были иметь следующий геномный состав: $A + B_t + D_t + n\ (D_a + X_2)$, где $n = 14$ или числу, близкому к 14.

Таким образом, скрещивание ♀ F_1 $\times$ ♂ *T. vulgare* приобретает следующий вид: ♀ $A + B_t + D_t + n\,(D_a + X_2)$ $\times$ ♂ $A_t + B_t + D_t$ откуда $F_2 = AA_t + B_tB_t + D_tD_t + n\ (D_a + X_2) = 21_{II} + 14_I$ при $n = 14$; если $n < 14$, то очевидно, число унивалентов будет менее 14, а общее число хромосом менее 35. Когда $n = 0$, т. е., когда все униваленты

при образовании женских клеток элиминируются, должна образовываться форма с наличием 21 бивалентных хромосом при полном отсутствии унивалентов. Эта форма, очевидно, будет иметь соматическое число хромосом, равное 42, причем каждая из соматических хромосом будет иметь себе партнера, что обеспечит правильное течение редукционного деления, следовательно, эта форма и ей подобные будут цитологически сбалансированными. В них все хромосомы геномов B_t и D_t будут чисто пшеничными, и пырейные хромосомы могут присутствовать в количестве от 0 до 7 лишь в геноме А (в силу чего при нем и не поставлено значков *t* или *a*), если допустить, что в редукционном делении гомологические хромосомы пшеницы и пырея способны замещать друг друга. Так как в подобного рода 42-хромосомных формах отсутствуют нацело специфические хромосомы пырея из генома X_2, то, очевидно, они должны иметь ясно выраженный пшеничный тип. С другой стороны, наличие в этих формах полного набора хромосом генома D_t, специфичных для пшениц мягкого ряда, должно повести к тому, что описываемые 42-хромосомные сбалансированные пшенично-пырейные гибриды должны иметь облик мягкой пшеницы *Tr. vulgare*. Если в составе генома А все хромосомы будут пшеничные, т. е. геном будет A_t, то, разумеется, мы должны будем констатировать полный возврат к мягкой пшенице. Но если среди генома А будут присутствовать в том или другом количестве хромосомы, принадлежащие *A. intermedium*, то выщепившиеся формы, сохраняя пшеничный облик, приобретут те или другие свойства пырея и при том свойств пырея в новых формах, очевидно, будет тем больше, чем больше будет присутствовать в составе генома А хромосом *A. intermedium*. Эти новые формы практически могут оказаться весьма ценными.

Наличие унивалентов в пшенично-пырейных гибридах второго поколения может происходить только за счет хромосом геномов D_a и X_2. Если все униваленты принадлежат к геному D_a, то гибрид должен продолжать сохранять свой пшеничный тип, так как геном D_a близок пшеничному геному D_t. Но если среди унивалентов присутствуют хромосомы генома X_2, то, очевидно, гибридные растения должны приобретать пырейные признаки, так как геном X_2 является специфичным для пырея. Совершенно ясно, что чем более будет присутствовать хромосом генома X_2, тем растение будет носить более пыреистый тип.

Третье поколение гибридов *Tr. vulgare* × *A. intermedium*, бывшее в исследовании, образовалось путем самоопыления растений второго поколения.

В редукционном делении у F_3 было обнаружено в метафазах I наличие также 35-хромосомных отдельностей, из которых 21 были бивалентны и 14 унивалентны. Чтобы получить такой результат, необходимо образование растениями второго поколения гамет следующего геномного состава:

$$♀\ A + B_t + D_t + n(D_a + X_2) \times ♂\ A + B_t + D_t + n(D_a + X_2),$$

которые при соединении и дадут F_3 состава:

$$AA + B_tB_t + D_tD_t + 14\ (D_a + X_2) = 21_{II} + 14_{I}.$$

Однако, как мы видели выше, F_3 в редукционном делении способно образовывать не только $21_{II} + 14_{I}$, но и 21_{II} + меньшее число уни-

валентов, чем 14, например, 7. Очевидно, в этом случае сочетание гамет будет тем же, но самые гаметы будут иметь меньшее число хромосом, которые не найдут себе в возникших зиготах партнеров (гомологов). Геномная формула может быть в этом случае принята в следующем виде: ♀ $A + B_t + D_t + n (D_a + X_2) \times$ ♂ $A + B_t + D_t + m (D + X_2)$, откуда $F_3 = AA + B_tB_t + D_tD_t + 7 (= m + n) (D_a + X_2) = 21_{II} + 7_I$.

Не всегда, однако, растения F_3 обнаруживали наличие 21_{II}; число бивалентных связей бывало и большим, достигая 28. Так, наблюдались растения F_3, имевшие $28_{II} + 3_I$ и $28_{II} + 7_I$. Появление столь значительного количества бивалентов можно объяснить тем, что при сочетании между собою гамет F_2 21 бивалентные хромосомы по-прежнему образуются за счет геномов A, B_t и D_t, а остальные 7 за счет сочетания одноименных хромосом геномов D_a и X_2 по следующей схеме: ♀ $A + B_t + D_t + n (D_a + X_2) \times$ ♂ $A + B_t + D_t + m (D_a + X_2)$, откуда $F_3 = AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2 + p (D_a + X_2)$, где $AA + B_tB_t + D_tD_t$ образуют 21 бивалент, а $D_aD_a + X_2X_2$ образуют 7 бивалентов, а $p (D_a + X_2)$, то или иное количество унивалентов (в наших наблюдениях 3 и 7).

Теоретически можно мыслить себе образование в F_3 растений с 21_{II} состава $AA + B_tB_t + D_tD_t$ без унивалентов, цитологически константных, и растений с 35_{II} состава $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2$ также без унивалентов и цитологически сбалансированных. Сбалансированные 42-хромосомные гибриды могли бы появиться при условии элиминации всех унивалентных хромосом геномов D_a и X_2; сбалансированные 70-хромосомные растения, очевидно, способны возникать от встречи гамет, обладающих полными геномами D_a и X_2. Само собою разумеется, что числа бивалентов у гибридов третьего поколения могут быть не только 21, 28 и 35, но и другие в пределах от 21 до 35.

Что касается растений третьего поколения с $21_{II} + 14_I$, то они должны иметь до известной степени пырейстый вид, так как при наличии 14 унивалентов геному X_2 должно принадлежать 7 хромосом, т. е. геном X_2 должен быть представлен полностью. Этот геном, как известно, является специфичным для *A. intermedium* и таким образом его присутствие должно вызывать появление характерных для пырея признаков. Остальные 7 унивалентов в гибриде с $21_{II} + 14_I$, очевидно должны принадлежать геному D_a, при иных соотношениях хромосом неизбежно наличие в геноме X_2 или в геноме D_a, или в них обоих одноименных хромосом и возникновение форм с бо́льшим числом бивалентов, чем 21, и с меньшим числом унивалентов, чем 14. В тех случаях, когда мы имеем среди F_3 растения с $21_{II} + 0{-}14_I$, на фенотипе растений будет отражаться присутствие среди унивалентов хромосом, принадлежащих к геному X_2. Чем их будет меньше, тем растения будут иметь более пшеничный облик и, наоборот, чем их будет больше, тем сильнее будет выражен тип пырея. Нужно, впрочем, заметить, что комплекс геномов $AA + B_tB_t + D_tD_t$ является серьезным противовесом геному X_2 и даже растения с 14 унивалентами, имеющие полностью геном X_2, имеют достаточно сильно выраженный пшеничный тип.

Само собою понятно, что растения третьего поколения с наличием только 21_{II} будут представлять совершенный пшеничный тип, так как в этих растениях геном X_2 полностью отсутствует. Эти растения, как указывалось уже выше, могут представлять немалый

практический интерес, так как среди генома А могут быть и хромосомы пырея, способные сильно изменить свойства пшеницы.

Что касается, затем, растений третьего поколения, обладающих количеством бивалентов более, чем 21, то для фенотипа этих растений имеет большое значение, к какому геному принадлежат дополнительные сверх 21 биваленты. Если они относятся к геному D_a, растения будут сохранять свой пшеничный тип, если они относятся к геному X_2, они будут носить черты пырея, причем эти последние будут выявлены тем рельефнее, чем большее количество бивалентных хромосом будет относиться к геному X_2. Наличие унивалентов, принадлежащих к геному X_2, может также придавать пырейстый тип растениям даже в том случае, если все дополнительные биваленты сверх 21 принадлежат геному D_a.

Особый интерес представляют возможные среди F_3 растения с 70 хромосомами. Эти растения, как содержащие два генома X_2, по всей вероятности, должны иметь довольно определенно выраженный тип пырея. В силу этого вероятно практическое значение подобных гибридов, хотя и сбалансированных, будет не столь велико, как некоторых форм растений 42-хромосомных.

Растения 56-хромосомные могут быть практически интересными, если среди их бивалентов нет хромосом генома X_2 или по крайней мере биваленты, составленные хромосомами, принадлежащими к геному X_2, немногочисленны.

Что касается четвертого поколения пшенично-пырейных гибридов, то они, будучи результатом самоопыления растений F_3, теоретически должны повторять формообразовательные процессы, имевшие место при образовании F_3 путем самоопыления F_2. Это же, очевидно, должно относиться и к F_5 и F_6 и последующим поколениям. Для всех этих и дальнейших поколений формообразование, очевидно, должно итти по следующей схеме:

$$♀\, A + B_t + D_t + n(D_a + X_2) \times ♂\, A + B_t + D_t + m(D_a + X_2),$$

откуда $F_n = AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_rX_r + (p+q)(D_a + X_2)$.

В основе формообразования, таким образом, будет всегда лежать «пшеничное ядро» $AA + B_tB_t + D_tD_t$, приобревшее те или другие свойства от *A. intermedium* в зависимости от того, какое количество и какие именно хромосомы входят в состав геномов АА. К этому «пшеничному ядру» в виде бивалентов будут добавляться в том или другом количестве хромосомы геномов D_aX_2. Наличие этих дополнительных бивалентов, если при них растения окажутся жизнеспособными, может не изменить существенно растения, если эти дополнительные биваленты будут образованы за счет генома D_a, но фенотип их может значительно отклониться от пшеничного, если упомянутые выше дополнительные биваленты будут составлены за счет хромосом генома X_2. Растения с унивалентами будут неустойчивы, и элиминация унивалентов в конце концов, с течением поколений приведет пшенично-пырейные гибриды к тем или другим константным цитологически сбалансированным формам. Фенотипы этих форм будут определяться соотношением «пшеничного ядра» $AA + B_tB_t + D_tD_t$ и бивалентами геномов X_2 и D_a.

Результаты межвидовых и межродовых скрещиваний показывают, что устойчивыми оказываются только те формы гибридов, которые содержат в себе не части геномов, а полные геномы. С этой точки зрения устойчивыми, очевидно, будут пшенично-пырейные гибриды

или с 21_{II} или с 28_{II} или с 35_{II}. Первые будут иметь геномный состав $AA + B_tB_t + D_tD_t$. Они будут все пшеничного типа, вследствие отсутствия хромосом генома X_2. Растения с наличием в мейозисе 28_{II} могут быть двух родов — или $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a$ или $AA + B_tB_t + D_tD_t + X_2X_2$. Первые будут иметь пшеничный фенотип, вторые промежуточный (черты пырея будут выражены довольно ясно). Наконец, растения с наличием в мейозисе 35_{II} будут иметь структуру $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2$.

Присутствие в этой группе растений геномов X_2X_2 придает их фенотипу некоторые черты пырея, и в общем и растения 70-хромосомные будут по своей внешности промежуточными.

Интересно задать зопрос, почему устойчивые гибридные формы несут в себе целые геномы и лишь в редких случаях неполные. Вероятно в процессе эволюции геномы были той основной единицей, которая обеспечивала возможность жизни. Затем от этих простых единиц стали образовываться более сложные единицы жизни путем или умножения основных геномов (аутополиплоидия), или путем их сложения (аллополиплоидия). Параллельно этому шло и изменение самих основных геномов, ведшее к тому, что возникали формы с новыми «основными» числами хромосом. Таким образом, изменение в числе хромосом генома возможно, но это, по всей вероятности, эволюционно процесс более длительный, чем умножение основного генома или сложение его с другими. У гибридов известны формы и с неполными геномами (40-хромосомная пшеница *Kihara*, 36-хромосомная пшеница Сапегина, 24-хромосомный *Crepis artificialis* Collins, 44-хромосомные ржано-пшеничные гибриды *Thompson*), но, в общем, они малочисленны и после их описания их дальнейшая судьба остается неизвестной.

Просматривая вышеприведенные геномные формулы для сбалансированных пшенично-пырейных гибридов, мы легко можем видеть, что все разнообразие форм с 21_{II}, 28_{II} и 35_{II} будет зависеть от хромосом генома А, так как хромосомы только этого генома вступают в замещение друг друга со стороны пшеницы *Tr. vulgare* и со стороны пырея *A. intermedium.*

Следует, впрочем, оговориться. В тех случаях, когда, кроме хромосом геномов A_t и A_a, конъюгация охватывает и хромосомы геномов D_t и D_a, разнообразие форм может зависеть не только от замещения хромосом генома A_t на хромосомы генома A_a, но также и от замещения хромосом генома D_t хромосомами генома D_a.

Выводы

1. Цитологическое изучение первого поколения пшенично-пырейных гибридов сочетания *Tr. vulgare* × *A. intermedium* показало, что среди растений первого поколения имеются такие, которые в мейозисе обнаруживают лишь 7_{II}.

2. Вероятно причина такого отличия этих гибридов от ранее нами изученных, обладавших бивалентами в числе до 14, лежит в полиморфности вида *A. intermedium*, благодаря чему весьма возможно, что установленный тип гибридов произошел от участия в скрещивании с пшеницей особой расы *A. intermedium.*

3. Первое поколение гибридов *Tr. vulgare* × *A. intermedium* цитологически сильно несбалансировано, от чего и зависит его самостерильность.

4. Во втором поколении, полученном от скрещивания ♀ $F_1 \times$ ♂ *Tr. vulgare*, имеет место сильная хромосомная несбалансированность. Как правило, в F_2 в мейозисе наблюдается 35 или близкие к этому числу количества хромосомных отдельностей. Среди этих 35 хромосом 21 бивалентные и 14 унивалентные. Когда число хромосом меньше 35, число бивалентов остается тем же, т. е. равным 21, а число унивалентов становится ниже 14.

Геномный состав F_2 следующий: $AA_t + B_tB_t + D_tD_t + n(D_a + X_2) = 21_{II} + 0 - 14_I$.

5. Третье и последующее поколения, полученные от самоопыления растений соответствующих предыдущих поколений, обнаружили в мейозисе следующий геномный состав: $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2 + n(D_a + X_2)$, $AA = 7_{II}$, $B_tB_t = 7_{II}$, $D_tD_t = 7_{II}$, $D_aD_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$, $n(D_a + X_2) = 0 - 14_I$.

6. При условии, когда $D_aD_a = 0$, $X_2X_2 = 0$ и $n(D_a + X_2) = 0$, возникают формы с 21_{II} $AA_t + B_tB_t + D_tD_t$ пшеничного типа, когда $D_aD_a = 7_{II}$, $X_2X_2 = 0$ и $n(D_a + X_2) = 0$, возникают формы $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a$ с 28_{II} пшеничного типа, когда $X_2X_2 = 7_{II}$, $D_aD_a = 0$, $n(D_a + X_2) = 0$, возникают формы $AA + B_tB_t + D_tD_t + X_2X_2$ с 28_{II} промежуточного типа, и, наконец, когда $D_aD_a = 7_{II}$, $X_2X_2 = 7_{II}$, а $n(D_a + X_2) = 0$, должны возникать 70-хромосомные формы с 35_{II} промежуточного типа с геномным составом $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2$.

7. Когда $D_aD_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$ и $n(D_a + X_2) = 0 - 14_I$, возникают неустойчивые формы с наличием бивалентов в пределах от 21_{II} до 35_{II} и с наличием унивалентов от 0 до 14_I.

Если эти формы не содержат в себе хромосом генома X_2, они должны иметь пшеничный тип, если же хромосомы генома X_2 в них присутствуют, они имеют тем более выраженный пыреистый тип, чем большее количество хромосом генома X_2 в них имеется в наличности.

8. Все разнообразие форм в пределах каждой константной группы пшенично-пырейных гибридов *Tr. vulgare* $\times$ *A. intermedium* с наличием в мейозисе 21_{II}, 28_{II} и 35_{II} зависит от тех или иных размеров замещения хромосом генома A_t на хромосомы генома A_a.

9. Среди гибридов с 21_{II} могут встретиться практически интересные формы, поскольку возможно замещение хромосом пшеницы генома A_t на хромосомы пырея генома A_a. Среди гибридов с 28_{II} вероятно интересными для практики окажутся лишь те, которые не несут хромосом генома X_2.

Группа гибридов с 35_{II}, как несущая хромосомы генома X_2, едва ли окажется практически интересной, поскольку хромосомы генома X_2 будут придавать растениям пыреистый тип.

Цитологическая лаборатория
Сельскохозяйственного института
им. С. М. Кирова.
Омск.

Поступило
15. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вакар Б. А., Цитологический сборник, издание ВАСХНИЛ, Омск, Сибнизхоз 1935 a.
[2] Вакар Б. А., Цитологический анализ пшенично-пырейных гибридов, Област. издательство, Омск, Сибнизхоз 1935 b.
[3] Вакар Б. А., Цитология пшенично-пырейных гибридов, Омское областн. издательство, Сибнизхоз 1935 c.

[4] Сапегин А. А., К цитологии пшенично-пырейных гибридов. Ботанич. журнал СССР, № 2, 1935.
[5] Сипков Т. П., К цитологии пшенично-пырейных гибридов, Труды Приклад. Бот., сер. II, № 9, Экспериментальные работы по генетике культурных растений, 1936.
[6] Фаворский Н. В., Краткий обзор работы цитологической лаборатории, Юбил. сборн. в честь 25-летия Саратовской селекцион. станции, издан. ВАСХНИЛ, 1936.
[7] Хижняк В. А., Цитологическое изучение пшенично-пырейных гибридов, Труды Азово-Черноморского Селекцентра, Краснодар, 1936.
[8] Цицин Н. В., Проблема озимой и многолетней пшеницы (пырейно-пшеничные гибриды), изд. ВАСХНИЛ, Омск, Сибнизхоз, 1933.
[9] Kihara H., Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten, Kyoto, Met. Coll. Sci, Imp. Univer., 1924.
[10] Wakar B. A. Cytologische Untersuchung der Weizen-Queckengrasbastarde, Züchter, Bd. V, Heft 9, 1935.

B. A. VAKAR. A CYTOLOGICAL STUDY OF $F_1 - F_6$ *TRITICUM VULGARE* × *AGROPYRUM INTERMEDIUM* HYBRIDS

SUMMARY

A cytological investigation of F_1 *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* hybrids revealed a large number of bivalent chromosomes (as many as 14), all of a closed-ring type. By a genomic analysis of *Agropyrum intermedium*, made on the basis of hybrids between this species of wheat grass and vulgare and durum wheat, we established for it the following formula: $A_a + D_a + X_2$ (Y). Form-genesis, on the basis of a cytological study of $F_1 - F_6$ *Tr. vulgare* × *A. intermedium* hybrids, may be represented in genomic formulae as follows:

The F_1 = *Tr. vulgare* $(A_t + B_t + D_t)$ × *A. intermedium* $(A_a + D_a + X_2) = A_aA_t + B_t + D_t + D_a + X_2 = 7_{II} + 28_I = 42$ (2n). The F_2, obtained from the cross F_1 × *Tr. vulgare* $= A + B_t + D_t + D_a + X_2$ (♀ viable F_1 gametes) $\times A_t + B_t + D_t = AA_t + B_tB_t + D_tD_t + D_a + X_2 = 21_{II} + 14_I$. The third and subsequent generations, obtained from self-pollination of plants or the next preceding generation, had the following genomic constitution: $AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2 + p(D_a + X_2)$, where $AA = 7_{II}$, $B_tB_t = 7_{II}$, $D_tD_t = 7_{II}$, $D_aD_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$, and $p(D_a + X_2) = 0 - 14_I$. When $D_aD_a = 0$, $X_2X_2 = 0$, and $p(D_a + X_2) = 0$, there arise 21_{II} forms $(AA + B_tB_t + D_tD_t)$ of a wheat type; when $D_aD_a = 7$, $X_2X_2 = 0$, and $p(D_a + X_2) = 0$, there arise 28_{II} forms $(AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a)$ also of a wheat type; when $X_2X_2 = 7_{II}$, $D_aD_a = 0$, and $p(D_a + X_2) = 0$, there arise 28_{II} forms $(AA + B_tB_t + D_tD_t + X_2X_2)$ of an *Agropyrum* type; and, lastly, when $D_aD_a = 7_{II}$ and $X_2X_2 = 7_{II}$, there should arise 35_{II} or 70-chromosome forms $(AA + B_tB_t + D_tD_t + D_aD_a + X_2X_2)$ of an intermediate or *Agropyrum*-like type. When $D_aD_a = 0 - 7_{II}$, $X_2X_2 = 0 - 7_{II}$, and $p(D_a + X_2) = 0 - 14_I$, there arise unstable forms with bivalents numbering from 21 to 35 and univalents from 0 to 14.

The entire diversity of forms in each of the groups of stable breeding wheat-*Agropyrum* hybrids (*Tr. vulgare* × *A. intermedium*), having at meiosis 21_{II}, 28_{II}, or 35_{II}, depends on the varying extent to which chromosomes of the genom A_t replace those of the genom A_a.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. САПЕГИН

ОСОБЕННОСТИ РАСЩЕПЛЕНИЯ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ МЯГКОЙ И ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЕЙ

Тезисы

1. Гибриды между мягкой и твердой пшеницей расщепляются в F_2 по чистым менделевским нормам лишь в отношении очень небольшого числа признаков. Наоборот, нормой здесь является относительно очень большое число характерных гомозиготных комбинационных типов и так называемые ненормальные соотношения подавляющего числа выщепенцев. Характер расщепления в мягкой группе F_2 бывает очень часто противоположен характеру расщепления в твердой группе, причем относительный избыток той или иной категории выщепенцев в F_2 чаще всего бывает в данном признаке одноименен с соответственным родителем P_1; обратное отношение имеет место значительно реже.

2. Наиболее вероятной причиной появления «избыточного» числа гомозигот в F_2 должно быть неслучайное расхождение некоторой части хромосом в редукционном делении F_1, а для прочих особенностей расщепления — неслучайное попадание добавочной семерки хромосом в ядра тетраспор, неодинаковая скорость роста разных типов пыльцевых зерен в пестике F_1, специфическое влияние добавочной семерки хромосом на развитие многих признаков.

3. Замена части генов одного вида генами другого не всегда приводит к ослаблению продуктивности соответственных выщепенцев. В общем же, характер расщепления гибридов между твердой и мягкой пшеницей, несмотря на все его особенности, говорит за возможность выведения отсюда высокоценных сортов пшениц. Селекционный опыт уже подтвердил этот вывод практически.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. Ф. САВИЦКИЙ

ГИБРИДЫ СВЕКЛЫ С МАНГОЛЬДАМИ И ПРОБЛЕМА СИНТЕЗА САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

В данной работе разбирается вопрос о синтезе высокосахаристых форм, приближающихся по сахаристости к сахарной свекле и происходящих от скрещивания относительно более низкосахаристых варietетов свеклы (кормовая, столовая, дикая свекла и Мангольд).

Сахарная свекла отличается от других варietетов кормовой столовой, дикой *Beta vulgaris* L., а также Мангольда огромным количеством признаков. Особенно велики расхождения по признакам корня и ботвы. Различия по высадкам менее рельефны. Мы не останавливаемся сейчас более подробно на массе признаков, по которым отличается сахарная свекла от других варietетов. Различия эти очень хорошо известны. Ведущим отличием сахарной свеклы от других форм *B. vulgaris* L. является высокая сахаристость и доброкачественность, т. е. признаки, которые являлись целью селекции сахарной свеклы. Поэтому проблему вторичного синтеза сахарной свеклы мы рассматриваем, главным образом, с точки зрения изучения сахаристости, не останавливаясь в данном случае на других признаках, например, анатомии, форме корня, окраске, элементах ботвы и т. д., что нами будет сделано в специальной работе.

Документально известно, что сахарная свекла является самым молодым направлением в селекции свеклы и возникла лишь тогда, когда потребовались высокосахаристые сорта для европейской сахарной промышленности.

В течение первых десятков лет культуры сахарной свеклы сахаристость ее оставалась на очень низком уровне.

Благодаря географическим опытам Московского общества сельского хозяйства, поставленным в 1838 г., мы располагаем достоверными данными о сахаристости Силезской свеклы, явившейся, как известно, родоначальницей сахарной свеклы.

Герман (1838), обработавший географические опыты с Силезской свеклой, указывает, что сахаристость оригинальной Силезской свеклы варьировала так (табл. 1).

В сороковых годах прошлого столетия сахаристость Силезской свеклы варьировала от 6 до 12%. Низкая сахаристость свеклы оставалась до 70-х годов, после чего она начала быстро возрастать. Помимо улучшения агротехники и технологического процесса, огромное значение в увеличении сахаристости имела селекция са-

Таблица 1

Сахаристость Силезской свеклы в разных районах

Название пункта		Процент сахара
Московская губерния		12.0
Рязанская »		10.3
Тульская »		9.2 или 10.3
Екатеринославская губерния		12.1
Оренбургская »		8.3
Омская »		6.7
Бийск		7.7
Бухтарминск		11.0
Франция	Лилль	5.8—9.8
	Валансьен	6.6—9.8
	Дюнкирхен	8.2—9.5
	Аррас	9.5—10.0

харной свеклы. Быстрое повышение сахаристости в этот период объяснялось не привлечением новых исходных материалов для получения сортов свеклы, а применением прямого метода отбора на сахаристость (поляриметр), сопровождаемого огромными масштабами.

Изменение сахаристости за последние 80 лет видно из следующих данных Becker-Dillingen (1931) (табл. 2).

В настоящее время сахарная свекла культивируется в самых различных странах Европы, Америки, Азии. Благодаря этому современная сахарная свекла представлена огромным количеством различных рас, биотипов, сортов, каждый из которых приспособлен к определенным условиям культуры.

Таблица 2

Изменение сахаристости в Германии с 1850 по 1930 г.

Десятилетие	Выход сахара в %	Урожай свеклы в ц/га
1850/51—1859/60	7.8	239
1860/61—1869/70	8.1	247
1870/71—1879/80	8.6	258
1880/81—1889/90	11.3	306
1890/91—1899/900	13.3	300
1900/01—1909/10	15.6	295
1910/11—1919/20	16.0	257
1920/21—1929/30	16.0	260

Синтез сахарной свеклы происходил в течение десятков лет. Улучшение свеклы было построено на прямом отборе. Познание генетики свеклы дает возможность синтетического построения относительно сахаристой свеклы в течение немногих генераций.

Исходя из данных генетического изучения сахаристости в пределах вида *B. vulgaris* L., мы построили схему скрещиваний, теоретически обеспечивающих получение относительно высокосахаристых форм, приближающихся по сахаристости и другим признакам к сахарной свекле.

Наиболее трудной частью исследования является получение форм с высокой сахаристостью, поскольку все культурные формы *B. vulgaris* L. являются более низкосахаристыми, чем сахарная свекла. Поэтому и в наши опыты входили относительно низкосахаристые формы, но генетически различные в отношении основных факторов сахаристости[1].

[1] Анализ сахаристости у сахарной свеклы, кормовой и столовой, см. Savitzky V., Variabilité et hérédité de richesse en sucre chez la *Beta vulgaris* L. Compte rendu définitif de la IV Assemblée de l'Institut International de Recherches Betteravières, 121—124, 1934.

Для синтеза высокосахаристых форм можно воспользоваться как рядом кормовых, так и столовых сортов свеклы.

Помимо кормовой или столовой свеклы, необходимо взять второй компонент для скрещивания, который имел бы иные основные факторы сахаристости, чем кормовая свекла. Наши опыты показали, что такими формами могут быть некоторые расы Мангольда или же североевропейские экотипы дикой *B. maritima* L. В нашем распоряжении были изученные образцы Мангольда, которыми мы и воспользовались. Генетическое изучение Мангольдов показало, что среди различных форм Мангольда наиболее интересными для наших целей являются примитивные расы зеленого Мангольда. Эти расы не имеют окрашенного корнеплода и ботвы, несут не очень крупные листья без мощных плоских черешков. Популяции этих Мангольдов весьма разнообразны по признакам ботвы и более выравнены по признакам корня. Вариирование по признакам ботвы очень большое. Корень развит почти так же, как у западноевропейских форм *B. maritima* L., но все же эти формы более урожайны, чем высококультурные Мангольды со светлыми или, наоборот, очень темнозелеными листьями на широких плоских черешках.

Цветные расы Мангольда менее интересны для скрещивания, так как они являются продуктами гибридизации между белыми Мангольдами и столовой свеклой. В отношении сахаристости цветные расы Мангольда очень не выравнены. Поэтому для гибридизации с кормовой свеклой могут быть пригодны лишь отдельные растения красного Мангольда, но в целом эти популяции менее интересны, чем формы примитивного Мангольда.

Для синтеза высокой сахаристости нужно правильно подобрать оба компонента, т. е. Мангольд и кормовую свеклу, что хорошо уже выявляется в F_1. Не каждый генотип Мангольда и не каждая форма кормовой свеклы при скрещивании дадут сахаристое потомство. Однако, решает успех в большинстве случаев Мангольд, ибо он имеет главную массу основных факторов. Мангольд дает ряд факторов сахаристости, которые отсутствуют у кормовой и столовой свеклы, но наличие этих факторов не обязательно для каждого растения Мангольда или дикой свеклы. Особенно часто эти факторы отсутствуют у цветных рас Мангольда.

Переходим к экспериментальной части исследования.

В пределах вида *B. vulgaris* L. Мангольд отличается довольно высокой сахаристостью. Порядок следования сортовых групп такой: наивысшую сахаристость имеет сахарная свекла, затем идут расы белого Мангольда. Сорта Мангольда очень разнообразны по сахаристости: встречаются и низко сахаристые формы. Последние особенно часты среди желтых сортов Мангольда. Сахаристость полусахарных сортов свеклы очень близка к Мангольду. Многие сорта Мангольда и полусахарной свеклы не различаются по проценту сахара. Среди Мангольда все же чаще встречаются более сахаристые формы, чем среди полусахарной. Сорта столовой и особенно кормовой свеклы имеют особенно низкую сахаристость. Сахаристость крайних сортов свеклы по проценту сахара относится, как один к трем или четырем (табл. 3).

Сорта Мангольда более разнообразны по сахаристости, чем сорта сахарной свеклы. Под влиянием изменения условий средняя сахаристость Мангольдов очень сильно колеблется. При плохих условиях сахаронакопления сахарная свекла лучше проявляет свою

Таблица 3

Сахаристость различных сортов сахарной, кормовой, полусахарной, столовой, дикой свеклы, а также Мангольда

Название изученных сортов	Распределение сортов по сахаристости																		Число изуч. сортов
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Сахарная свекла	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	—	6
Мангольд желтый	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Мангольд	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	2	—	3	—	—	—	—	12
Полусахарная	—	—	—	—	—	—	—	1	4	7	5	2	2	—	—	—	—	—	21
Столовая	—	—	—	—	—	1	4	9	6	—	1	—	—	—	—	—	—	—	21
Кормовая	—	—	—	1	5	14	17	13	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	55

способность накоплять высокую сахаристость, чем Мангольд (табл. 4).

Таблица 4

Изменчивость сахаристости у одних и тех же образцов Мангольда и сахарной свеклы

Название сортов, входящих в испытание	Испытание в условиях хорошего сахаронакопления		Испытание в условиях плохого сахаронакопления	
	Вес корня в г	% сахара	Вес корня в г	% сахара
Сахарная свекла «Уладовка»	523	17.0	414	13.7
Мангольд белый	350	14.9	204	8.1
» »	277	14.7	294	9.3
» »	206	14.3	200	7.7
» »	239	12.1	195	7.7
» красный	295	12.4	239	7.9
» »	215	11.2	177	7.7
» »	307	11.4	225	8.0

Благодаря столетней селекции сахарная свекла отличается от примитивных форм не только своей высокой сахаристостью в каких-либо одних условиях, но и способностью лучше удерживать высокую сахаристость в различных условиях среды. Многократный отбор привел к накоплению большого числа изменений, дающих возможность сахарной свекле в различных условиях культуры лучше накоплять сахар, чем это возможно у сортов кормовой, столовой свеклы или Мангольда. Это свойство сахарной свеклы, созданное селекционной деятельностью человека, следует учитывать при гибридизации ее с другими вариететами свеклы.

Данная проблема является общей при скрещивании культурных растений, специализированных человеком для определенных целей, с дикими или примитивными формами, отбор у которых шел в ином направлении.

Гибриды F_1 между сахарной свеклой и Мангольдом имеют относительно высокую сахаристость. Несмотря на низкую сахаристость

Мангольда по сравнению с сахарной свеклой, гибриды F_1 между этими формами уступают гибридам F_1 между сортами сахарной свеклы всего лишь на один или два процента. Нередко средняя сахаристость отдельных гибридов F_1 сахарной свеклы с Мангольдами трансгрессирует с рядом гибридов F_1 между расами сахарной свеклы. Отдельные растения гибридов F_1 между сахарной свеклой и белым Мангольдом почти всегда трансгрессируют с растениями, происшедшими от скрещивания сахарной свеклы между собой. С другой стороны, средняя сахаристость гибридов F_1 между Мангольдом и сахарной свеклой никогда не превышает наиболее сахаристые гибриды между сортами сахарной свеклы.

Благодаря относительно высокой сахаристости гибридов сахарной свеклы с Мангольдом, сахаристость их обычно выше средней сахаристости взятых для скрещивания родителей.

Сахаристость гибридов F_1 между сахарной свеклой и Мангольдом иногда выше средней сахаристости рас свеклы, происшедших от инцухта обычной сахарной свеклы. Инцухт-расы свеклы Ивановской станции, прошедшие отбор на сахаристость в условиях инцухта, имеют более высокую сахаристость, чем наиболее сахаристые гибриды Мангольда с сахарной свеклой.

Гибриды F_1 сахарной свеклы с желтым и часто с красным Мангольдом имеют нередко низкую сахаристость, приближающуюся к сахаристости гибридов F_1 сахарной свеклы с кормовой (табл. 5 и 6).

Относительно высокая сахаристость гибридов F_1 сахарной свеклы с Мангольдами сохраняется и в следующих генерациях. Изучение гибридов второй генерации в течение ряда лет обнаруживает их высокую сахаристость. Большое число особей, изученных в F_2, дает уверенность, что полученные результаты нельзя объяснить ошибками опыта. Высокая сахаристость гибридов сахарной свеклы с Мангольдами сохраняется и при повторном скрещивании с сахарной свеклой (табл. 7).

Некоторые комбинации от скрещивания сахарной свеклы с Мангольдами дают в F_1, в F_2 среднюю сахаристость, чрезвычайно близкую к сахарной свекле, несмотря на низкую сахаристость Мангольда. Высокая сахаристость в F_2, полученном при помощи гибридизации родных братьев и сестер, выделенных из F_1, указывает, что высокая сахаристость и в F_2 обусловлена не явлением гетерозиса. Происходящее у тех же гибридов ясное расщепление в F_2 по характерным признакам Мангольда (черешок, лист, корень) не вызывает никакого сомнения в наличии гибридизации между этими формами.

Если допустить, что Мангольд имеет некоторые основные гены сахаристости, близкие к сахарной свекле, и отсутствие ряда их (например, одного или двух), то гибридизация сахарной свеклы с Мангольдом должна была бы дать те же результаты, что и скрещивание сахарной свеклы с полусахарной. Так как гибриды с некоторыми Мангольдами дают совсем иные результаты, чем гибриды с полусахарной свеклой, то можно предположить, что Мангольд наряду с отсутствием одного или двух основных факторов сахаристости имеет добавочные основные факторы сахаристости, которыми не располагает сахарная свекла. В этом случае расщепление сахаристости должно носить минимум дигибридный характер.

Проверка этого предположения не оправдывается, что видно, например, из таких данных (табл. 8).

Сахаристость гибридов F_1 между различными
(сахаристость, фактически наблюденная в

Название гибридов	Средний процент															
	11.0	2	4	6	8	12.0	2	4	6	8	13.0	2	4	6	8	14.0
Сахарная × сахарную	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кормовая × кормовую и полусахарную	—	—	1	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
Мангольд × Мангольд	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Сахарная × кормовую и полусахарную	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мангольд × кормовую	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сахарная × Мангольд	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Сахаристость гибридов F_1 между сахарной, кормовой, столовой
(сахаристость Уладовской све

Название гибридов	Средний процент															
	7.0	2	4	6	8	8.0	2	4	6	8	9.0	2	4	6	8	10.0
Сахарная × сахарную	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сахарная × Мангольд	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сахарная × Мангольд цветной	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
Сахарная × кормовую, столовую и полусахарную	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мангольд × кормовую и столовую	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мангольд цветной × кормовую	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Кормовая × кормовую, полусахарную и столовую	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	1	—	—	—	—
Инцухт (I_1) сахарной свеклы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

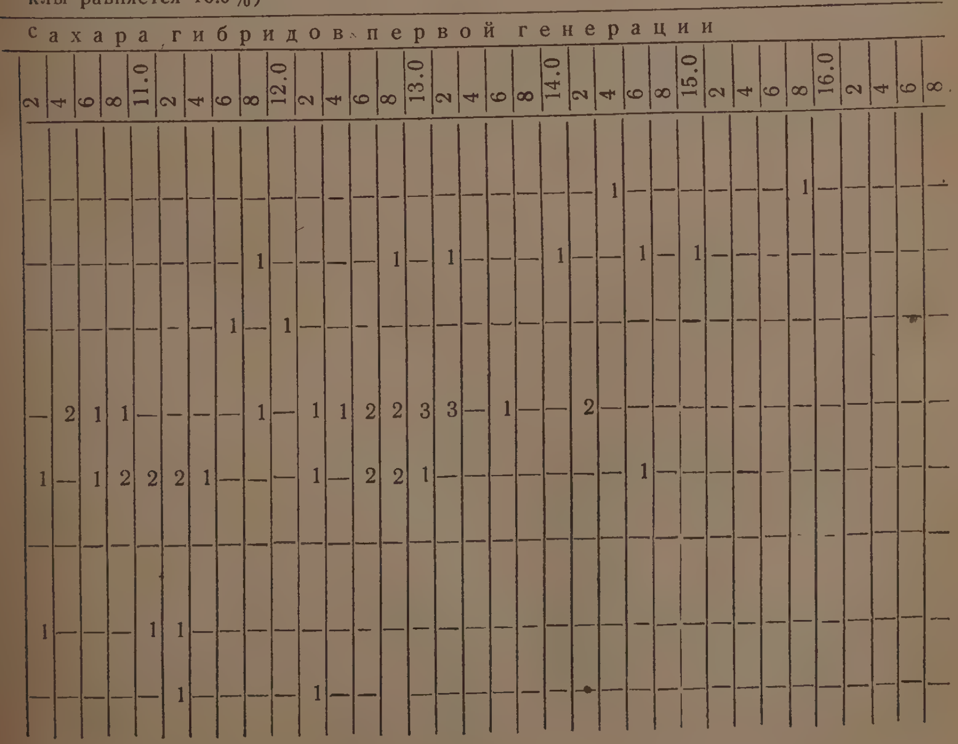
Таблица 5

формами кормовой свеклы и Мангольдом
1935 г. на Батыевой горе, Киев)

сахара гибридов первой генерации																																	
2	4	6	8	15.0	2	4	6	8	16.0	2	4	6	8	17.0	2	4	6	8	18.0	2	4	6	8	19.0	2	4	6	8	20.0	2	4	6	8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	—	—	—	1	1	1	—	—	1	1	—	—	1	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1	—	—	1	1	1	—	—	—	1	—	1	1	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 6

свеклой и Мангольдом по данным 1933 г. Батыева гора (Киев)
клы равняется 16.0%)



сахара гибридов первой генерации																																	
2	4	6	8	11.0	2	4	6	8	12.0	2	4	6	8	13.0	2	4	6	8	14.0	2	4	6	8	15.0	2	4	6	8	16.0	2	4	6	8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2	1	1	—	—	—	—	1	—	1	1	2	2	3	3	—	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	1	2	2	2	1	—	—	—	1	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 7

Сахаристость гибридов F_2 между сахарной свеклой и Мангольдом (опыты 1932—1936 гг. на Батыевой горе в Киеве)

Название гибридов	Генерация	Процент сахара
Опыт № 1		
Мангольд белый × сахарную	F_2	16.6
Сахарная свекла «Уладовка»	Популяция	16.8
Опыт № 2		
Гибриды сахарной свеклы Уладовской станции 4087—27 (клон) с:		
4087—27 × сах. свеклу «Харьков»	F_2	15.35
4087—27 × Мангольд белый № 2707	F_2	15.1
4087—27 × » » № 2682	F_2	14.2
4087—27 × » » № 2683	F_2	15.2
4087—27 × » » № 2686	F_2	14.75
(4087—27 × Мангольд белый) × Кальник	F_1 × сахарную	15.75
4087—20 × Мангольд желтый	F_2	10.6
Опыт № 3		
Скрещивание различных клонов сахарной свеклы с Мангольдом		
Сахарная × сахарную	F_2	17.1
2804—25 сахарная свекла × Мангольд белый	F_2	14.2
(2804—25 сахарная свекла × Мангольд) × 2804—25 сахарная свекла	F_1 × сахарную	16.9
3274 сахарная свекла × Мангольд белый	F_2	14.5
(сахарная свекла) × Мангольд белый	F_2	16.49
6775—27 сахарная свекла × Мангольд желтый	F_2	8.6
Опыт № 4		
«Уладовка»	Популяция	16.6
Сахарная свекла × Мангольд красный	F_2	15.0
(Сахарная свекла × Мангольд красный) × сахарную	F_1 × сахарную	16.4
Опыт № 5		
Сахарная свекла «Уладовка»	Популяция	16.0—17.0
Сахарная свекла × Мангольд белый	F_2	14.9
(Сахарная свекла × Мангольд) × сахарную	F_1 × сахарную	16.9
(Сахарная свекла × Мангольд) × сахарную	F_1 × сахарную	16.6
Сахарная свекла × Мангольд желтый	F_2	12.3
(Сахарная свекла × Мангольд желтый) × сахарную	F_1 × сахарную	14.8

В случае дигибрида в F_2 расщепление наблюдается следующее. Как и следовало ожидать, характер расщепления в F_2 не укладывается в предполагаемую формулу расщепления. Все классы с низким процентом сахара имеют фактически недобор особей. Наоборот, классы с высоким процентом сахара характеризуются избыточным числом особей.

Избыток особей в классах с высокой сахаристостью остается и при предположении, что различие между Мангольдом и сахарной свеклой заключается не в двух, а в трех парах основных факторов. Таким образом, допущение, что Мангольд имеет добавочное основание фактора сахаристости плохо согласуется с фактически наблюденными материалами.

Анализ гибридов с Мангольдом, проводимый нами в последние годы, выдвигает гипотезу генетического строения Мангольда и сахарной свеклы. Наиболее вероятно, что некоторые Мангольды имеют основные гены сахаристости те же или близкие, что и сахарная свекла. Возможно, что основные гены этих форм не тождественны, но они представлены близкими членами одних и тех же аллеломорф. Различие в сахаристости в этом случае объясняется, главным образом, всем остальным генотипом этих форм. Мангольд, являясь примитивной в отношении сахаристости формой, имеет основные факторы сахаристости, близкие к основным факторам, наблюдаемым у сахарной свеклы. Мангольд, который прямо не подвергался селекции на сахаристость, не выявляет высокой сахаристости, благодаря отсутствию необходимых для этого модификаторов. Селекция сахарной свеклы при помощи отбора создала генотипы, у которых те же или иные близкие к ним основные факторы сахаристости, благодаря улучшению конституции организма, дают более высокосахаристые растения. Улучшая растение в отношении корневой системы, более рационального использования ботвы, изменив многочисленные физиологические функции растения, человек

Таблица 8

Характер расщепления сахаристости

	Сахаристость, приведенная к St=15.2%	Наблюденная сахаристость в %
Сахаристость сахарной свеклы (St)	15.2	16.8
Сахаристость Мангольда	12.0—13.0	13.6—14.5
Сахаристость гибрида	15.0	16.6

Таблица 9

Характер расщепления F_2 сахарной свеклы на Мангольд белый

Приведенная сахаристость F_2 после приведения к 15.2	До 12.8	13.0—14.2	14.4—15.6	15.8—17.0	выше 17.0
Наблюденная сахаристость F_2	До 14.2	14.0—15.6	15.8—17.0	17.2—18.4	выше 18.6
Фактическое число особей	15	61	121	102	23
Наблюденное число особей	20	81	122	81	20

добился того, что сахарная свекла дает более сахаристый корень, чем Мангольд. Селекция сахарной свеклы, закрепив в ее генотипе основные факторы сахаристости, вела в дальнейшем отбор на многочисленные мелкие физиологические элементы, т. е. вела отбор по факторам, которые в отношении основных генов сахаристости можно назвать модификаторами. Эта система модификаторов имеет огромное значение для сахарной свеклы. Разрушение ее всегда приводит к снижению сахаристости. Превосходной иллюстрацией является инцухт, примененный к обычной самостерильной свекле. Уже в F_1 сахаристость многих рас падает до уровня сахаристости Мангольдов.

Генетическую природу Мангольда наиболее легко проверить при помощи скрещивания с кормовой свеклой. Если верно наше предпо-

ложение о генетической структуре Мангольда, то гибриды F_1 между кормовой свеклой и некоторыми Мангольдами и должны иметь сахаристость, близкую к сахаристости первого гибридного поколения между сахарной свеклой и кормовой. Имеющиеся различия в сахаристости между Мангольдом и сахарной свеклой обусловлены в таком случае не числом основных факторов сахаристости, а всем остальным генотипом этих рас.

При изменении генотипа расы изменяется и сахаристость. Этим объясняется, что высокосахаристые расы свеклы часто теряют свою сахаристость как при скрещивании друг с другом, так и при инцухте. Инцухт, изменив генотип, приводит обычно к снижению сахаристости, несмотря на гомозиготность основных факторов сахаристости у сахарной свеклы. Для получения сахаристых инцухт-рас приходится вести заново отбор. Отбор, проведенный в условиях инцухта, приводит к выделению новых сахаристых рас, сохраняющих свою сахаристость в условиях инцухта. Опыты Т. Ф. Гринько это блестяще доказали. Выделение высокосахаристых инцухт-рас стало возможным лишь после большой селекционной работы с аутофертильной свеклой. В первых генерациях инцухта свекла имела низкую сахаристость. Отбор на высокую сахаристость, проводимый в обычных популяциях аутостерильной свеклы, создал высокосахаристые формы, сохраняющие свою высокую сахаристость у определенных гетерозиготных генотипов, на базе которых велся отбор. Гибридизация сахарной свеклы или Мангольда с кормовой и со столовой свеклой разрушает не только систему основных факторов, но и систему модификаторов. Поэтому гибриды кормовой свеклы с сахарной, несмотря на различие в сахаристости сахарной свеклы и Мангольда, должны быть близкими по своей сахаристости к гибридам Мангольда с кормовой свеклой.

Результаты скрещивания оправдали наши предположения. Действительно, ряд гибридов F_1 между сахарной свеклой и кормовой оказывается очень близким к ряду гибридов F_1 между кормовой (столовой) и Мангольдом.

Сахаристость гибридов F_1 между различными формами кормовой, сахарной свеклы и Мангольдом приведена в табл. 3 и 4.

В 1935 г. сахаристость сахарной свеклы была выше 20%. Гибриды F_1 между кормовыми и полусахарными сортами имеют от 11 до 14% сахара. Мангольд имеет около 13.5% сахара. Сахаристость гибридов между сахарной и кормовой свеклой колеблется от 14.6 до 18.2%. Ряд гибридов сахарной свеклы и кормовой по проценту сахара не отличается от сахаристости гибридов Мангольда и кормовой свеклы. Сахаристость гибридов F_1 между кормовой свеклой и Мангольдом колеблется от 14.6 до 18.6%.

Те же взаимоотношения между гибридами различных вариететов свеклы выявляются при испытании гибридов в условиях более низкой сахаристости.

В 1933 г. на участке испытания гибридов сахарная свекла Уладовской станции имела 16% сахара (табл. 6). В этих условиях гибриды F_1 сахарной свеклы с белыми Мангольдами имели от 12 до 15% сахара, гибриды сахарной свеклы с цветными (желтыми и красными) Мангольдами — от 8.8 до 12% сахара. Гибриды сахарной свеклы с различными формами кормовой, столовой и полусахарной свеклы характеризовались сахаристостью от 10 до 14% сахара. Гибриды между Мангольдом и кормовыми, столовыми, полусахар-

ными формами имели сахаристость от 10 до 14.5%. Гибриды F_1, происходящие от скрещивания различных кормовых, полусахарных и столовых форм, имели сахаристость от 8 до 11%.

Мангольд в скрещиваниях с кормовой, столовой свеклой играет почти ту же роль, что и сахарная свекла. Генетическая близость в отношении сахаристости сахарной свеклы к Мангольду в этих скрещиваниях выявляется очень хорошо, хотя она может быть доказана лишь при изучении старших генераций гибридов.

Исходя из данных гибридологического анализа гибридов с Мангольдом, мы использовали Мангольд для скрещивания с гибридами F_1 между сахарной свеклой с кормовой или полусахарной свеклой. В этих опытах Мангольд, благодаря наличию основных факторов сахаристости, должен давать почти те же результаты, что и сахарная свекла в случае повторных скрещиваний. Наше предположение полностью оправдалось.

В 1934 г. была изучена серия гибридов F_2, происходящих от скрещивания одного и того же клона сахарной свеклы 4087—27 с рядом клонов сахарной, кормовой свеклы и Мангольда. Часть гибридов F_1 была повторно скрещена с сахарной, с полусахарной розовой Вильморена, а также с клонами белого (зеленого) Мангольда.

Средняя сахаристость этих гибридов F_2 была обычной. Наивысшую сахаристость имели гибриды между клонами сахарной свеклы, затем шли гибриды с белым Мангольдом, с желтой мелкой сахаристой свеклой и с полусахарной. Гибриды с типичными клонами кормовой и столовой свеклы характеризовались наименьшей сахаристостью.

Приводим наблюденную сахаристость разных гибридов F_2, происходящих от скрещивания одного и того же клона сахарной свеклы (У 4037—27) с различными формами кормовой, столовой свеклы и Мангольда (табл. 10).

Таблица 10

Сахаристость разных гибридов F_2 сахарной свеклы

№ гибридов	Название гибридов	Процент сахара наблюденный	Средний вес поляризованных корней в г	Число поляризованных корней	Вариационный коэффициент по % сахара
2676	4087—27 × сахарную свеклу «Харьков»	15.4	200	126	11.8
2686	4087—27 × Мангольд белый	15.0	219	263	12.4
2673	4087—27 × полусахарную	13.4	225	291	14.5
2674	4087—27 × желтую сахарную	13.4	185	169	12.1
2677	4087—27 × желтый Мангольд	10.6	190	20	16.3
2689	4087—27 × столовую	10.4	200	76	20.5
2692	4087—27 × Арним Кривенский	9.0	260	112	29.6

Для индивидуальной поляризации в данном случае у всех гибридов F_2 брались корни более или менее одинакового веса, чтобы таким путем исключить возможность расхождения в сахаристости отдельных гибридов, благодаря неравенству в их урожайности. Поэтому средний вес поляризованных корней колебался в пределах, которые

не могут резко изменить сахаристости разных гибридов. Но несмотря на близость отдельных гибридов по урожайности, расхождение по сахаристости, как и следовало ожидать, осталось обычным. Сохранение обычной сахаристости для каждого гибрида обусловлено тем, что у бурно расщепляющихся гибридов отрицательная корреляция между урожайностью и сахаристостью обычно не наблюдается.

Увеличение сахаристости у гибридов выше средней сахаристости родителей наблюдается при скрещивании Мангольда с гибридами F_1 между сахарной свеклой и кормовой, что видно из следующих данных (табл. 11).

Таблица 11

Увеличение сахаристости гибридов

№ гибридов	Название гибридов	Сахаристость в F_2 %%	Изменение сахаристости при скрещивании F_1 со свеклой		
			сахарной Кальник	Мангольд белый	полусахарной
2686	4087—27 × Мангольд белый	15.0	16.0	—	13.8
2673	4087—27 × полусахарную	13.4	14.0	13.8	12.3

Гибриды сахарной свеклы с Мангольдом и полусахарной повышают свою сахаристость при повторном скрещивании с сахарной свеклой.

При гибридизации гибрида F_1 между сахарной свеклой и полусахарной повторно с полусахарной сахаристость уменьшается. Гибрид между сахарной свеклой и Мангольдом, опыленный пыльцой полусахарной свеклы, дает потомство, по сахаристости близкое к сахаристости гибрида первой генерации между сахарной и полусахарной свеклой.

Скрещивание гибридов F_1 между сахарной свеклой и полусахарной с Мангольдом напоминает повторное скрещивание с сахарной свеклой. В этом случае сахаристость также повышается. Гибрид, включающий в своем генотипе сахарную, полусахарную, а также Мангольд, отличается сравнительно высокой сахаристостью. Таким образом, Мангольд и сахарная свекла дают почти одинаковые по сахаристости гибриды при скрещивании с гибридами F_1 между сахарной свеклой и полусахарной.

Общность Мангольда и сахарной свеклы в отношении основных генов сахаристости проявляется в этих скрещиваниях совершенно так же, как и при изучении гибридов F_1 между сахарной свеклой с кормовыми и гибридами F_1 между Мангольдами и кормовыми, столовыми и полусахарными формами свеклы. Гибридизация с Мангольдом и сахарной свеклой приводит почти к одинаковым изменениям сахаристости.

Полученные нами данные по гибридизации Мангольда с различными формами свеклы подтверждаются исследованиями других авторов.

На высокую сахаристость гибридов с Мангольдом указывают следующие авторы.

Tjebbes (1932): «От скрещивания сахарной свеклы с *Beta cicla* L. получаются очень хорошие результаты по проценту сахара, но с корнями плохой формы».

Colin (1932): «*B. cicla* L. дает повышенную сахаристость, но корни оказываются дефективной формы». Claus (1932): «Скрещивания с *B. cicla* L. дают формы с очень хорошим развитием ботвы и высокой сахаристостью».

Bougy (1935) произвел скрещивание белого Мангольда «Poirée verte à carde blanche» с сахарной свеклой Вильморена «А», а также с кормовой Вориак.

Содержание сахара у гибридов F_1 видно из следующих цифр, приведенных E. Bougy (табл. 12).

Таблица 12

Содержание сахара у гибридов F_1

Название изученных растений	Вес корня в г	Процент сахара	Число изученных растений
Сахарная свекла Вильморена «А»	175	16.73	—
Мангольд	171	10.05	9
Мангольд × сахарную Вильморена	91	13.72	8
Вильморен «А» × Мангольд	81	14.70	—
Кормовая свекла Вориак	390	5.24	—
Гибрид Вориак × Мангольд	150	10.50	4

Содержание сахара у гибридов Мангольда с сахарной свеклой Вильморена «А» превосходит среднее арифметическое содержание сахара у родителей. Резкое превышение сахаристости родителей наблюдается при скрещивании Мангольда с кормовой свеклой. В этом случае F_1 по сахаристости выше, чем любой из родителей.

Данных по расщеплению сахаристости гибридов с Мангольдами Bougy не приводит.

В течение последних двух лет (1935—1936) нами изучались гибриды F_2 между кормовой свеклой и Мангольдом. Для познания генетической природы сахаристости и проблемы происхождения сахарной свеклы гибриды эти представляют исключительный интерес. Первый рекогносцировочный опыт был нами учтен в 1935 г.

В 1935 г. гибрид F_2 между сахарной свеклой урожайного направления «Харьков» и сахаристой свеклой «Кальник» имел амплитуду колебания от 18 до 23% сахара. Гибриды F_2 между полусахарной и кормовой свеклой «Красный Оберндорф» варьировали по сахаристости от 3 до 12%. Гибриды F_2 между двумя наиболее сахаристыми полусахарными свеклами имели сахаристость от 12 до 18%.

Интересующие нас гибриды между кормовой свеклой и Мангольдом имели от 9 до 21% сахара в то время, как гибриды F_2 между сахарной свеклой и кормовой варьировали от 18 до 22% сахара. Таким образом, ряды расщепления по проценту сахара у гибридов F_2 оказываются близкими. Каждый из этих гибридов выщепляет в F_2 особи, по проценту сахара очень близкие к типичным растениям сахарной свеклы. При помощи гибридизации белого Мангольда с кормовой свеклой мы осуществили синтез высокосахаристых растений, приближающихся к сахарной свекле.

В 1936 г. гибриды F_2 между разными вариететами свеклы и Мангольда были изучены более подробно. Опыты подтвердили наблюдения прошлого года, выявив возможность экспериментального синтеза сахаристых форм. Гибридологический анализ, проводившийся нами ранее при изучении гибридов свеклы, дал возможность наметить схему малого числа скрещиваний, благодаря которым в течение немногих генераций произведен синтез признака, на построение которого селекция свеклы потратила не один десяток лет интенсивной работы.

В опыт 1936 г. входили гибриды F_2 между клонами Мангольда, кормовой и столовой свеклы. Кормовые и столовые формы были окрашенные, а Мангольд белый.

Для выяснения некоторых методологических вопросов в тот же опыт входили гибриды F_2 между сахарной свеклой и белым и желтым Мангольдом, а также от анализирующих скрещиваний. Двадцать процентов площади опыта, как и всегда, было занято стандартным сортом сахарной свеклы «Уладовской», благодаря чему достигалась сравнимость отдельных элементов опыта.

Средняя сахаристость изученных гибридов в опытах 1936 г. колебалась так (табл. 13).

Таблица 13

Средняя сахаристость гибридов по данным 1936 г. (Батыева гора, Киев)

№ гибридов	Название гибридов	Процент сахара		Вес корня в % от Уладовского стандарта
		M	V	
1041—61	Сахарная свекла «Уладовка»	16.0—17.0	6.9	100.0
1048	Сахарная × Мангольд белый (F_2) . . .	14.9	8.7	72.7
1045	(Сахарная × Мангольд белый) × сахарную	16.9	8.1	112.2
1047	(Сахарная × Мангольд белый) × сахарную	16.6	5.7	—
1041	Сахарная × полусахарную (F_2)	13.6	9.6	111.0
1042	(Сахарная × полусахарную) × сахарную	15.6	13.5	—
1043	Сахарная × полусахарную (F_2)	13.9	15.8	—
1044	(Сахарная × полусахарную) × сахарную	15.2	7.8	139.6
1058	(Полусахарная × Мангольд белый) × × сахарную	15.0	6.6	121.2
1059	Полусахарная красная × Мангольд белый (F_2)	13.5	—	110.3
1061	(Полусахарная красная × Мангольд) × × сахарную	14.4	10.8	118.5
1062	Полусахарная × Мангольд белый (F_2) .	11.1	15.6	102.0
1063	(Полусахарная × Мангольд белый) × × сахарную	14.7	10.1	151.3
1064	Мангольд белый × столовую (F_2) . . .	12.9	—	67.8
1065	(Мангольд белый × столовую) × сахарную	15.0	10.8	100.8
1049	Сахарная × Мангольд желтый (F_2) . .	12.3	13.1	63.2
1050	(Сахарная × Мангольд желтый) × сахарную	14.8	7.4	117.4
1051	Желтая полусахарная × Маммут (F_2) .	10.8	18.8	106.4

При 17—16% средней сахаристости сахарной свеклы Уладовской станции гибриды F_2 между сахарной свеклой и полусахарной имели в среднем от 13.6 до 13.9% сахара. Гибриды F_2 между Мангольдом и полусахарной свеклой имели в тех же условиях от 13.5 до 11.1% сахара. Гибрид F_2 между Мангольдом и столовой свеклой имел 12.9% сахара.

При скрещивании гибридов F_1 между сахарной свеклой и полусахарной повторно с сахарной сахаристость этих гибридов подымается от 15.2 до 15.6%. При скрещивании сахарной свеклы с гибридами F_1 между полусахарной свеклой и Мангольдом сахаристость гибридов возрастает от 14.1 до 14.7 и даже 15.0% сахара. Различия в сахаристости между двумя группами гибридов оказываются незначительными. Эти наблюдения подтверждаются и гибридами Мангольда со столовой свеклой. При гибридизации сахарной свеклы с F_1, происшедшим от скрещивания Мангольда со столовой свеклой, сахаристость гибридов подымается до 15%.

Гибрид F_2 между маленькой желтой сахаристой свеклой, сахаристость которой не уступает сахаристости Мангольда, и кормовым Маммутом имеет в среднем около 10.8% сахара.

Общность многих элементов сахарной свеклы и Мангольда особенно резко выявляется при сравнительном изучении рядов расщепления F_2.

Таблица 14

Расщепление по проценту сахара гибридов F_2 (по данным 1936 г. Батыева гора, Киев)[1]

№ гибридов	Название гибридов	Генерация	Процент сахара												
			7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1041	Сахарная × полусахарную	F_2	—	—	—	6	15	22	50	36	21	7	—	—	—
1043	Сахарная × полусахарную	F_2	—	—	—	8	2	6	15	9	9	2	3	3	1
1059	Полусахарная × Мангольд	F_2	-	—	1	2	6	12	12	11	16	3	1	—	—
1062	Полусахарная × Мангольд	F_2	3	6	12	14	26	27	5	2	2	—	1	—	—
1064	Мангольд × столовую	F_2	—	1	6	7	9	6	4	1	3	1	2	1	—
	Сахарная свекла «Уладовка»	Популяция	—	—	—	—	—	—	2	16	26	23	16	4	—

Все три гибрида с Мангольдами различны, но у каждого гибрида выщепляются растения, по сахаристости весьма близкие к сахарной свекле. У гибридов Мангольда с кормовой или столовой свеклой высокосахаристые растения встречаются не в виде исключения, не как одиночные растения, а целыми группами. Численность этого класса особей немного больше, чем процент их при скрещивании очень низкосахаристой кормовой с сахарной (например, гибриды F_2 между сахарной свеклой и Эккендорфом, Вориаком, белой длинной и т. д.).

Особенно близки между собой ряды расщепления при скрещивании подобных гибридов F_1 с сахарной свеклой. В этом случае различить обе группы гибридов по проценту сахара трудно, хотя

[1] Сахаристость, как и обычно, определялась и обрабатывалась с точностью до десятой процента сахара.

по морфологии и окраске корня и ботвы они очень различны (табл. 15).

Таблица 15

Ряды расщепления при скрещивании гибридов (Данные 1936 г., Батыева гора, Киев)

№ гибридов	Название гибридов	Процент сахара														
		7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1042	(сахарная × полусахарную) × сахарную	—	—	—	—	3	2	10	6	12	11	7	3	3	1	1
1044	(сахарная × полусахарную) × сахарную	—	—	—	—	—	3	14	26	32	25	6	2	—	—	—
1058	(полусахарная × Мангольд) × сахарную	—	—	—	—	—	3	9	16	19	11	—	—	—	—	—
1061	(полусахарная × Мангольд) × сахарную	—	—	—	1	2	12	17	25	13	4	4	2	—	-	—
1063	(полусахарная × Мангольд) × сахарную	—	—	—	—	4	6	9	28	34	13	6	1	—	1	—
1065	(Мангольд × столовую) × сахарную	—	—	—	1	2	4	3	23	17	20	5	3	—	—	—
	Сахарная свекла «Уладовка»	—	—	—	—	—	—	2	16	26	23	16	4	—	-	—

Изучение линий F_3—F_4 между сахарной свеклой и Мангольдом только сейчас начинается.

Гибридные линии между сахарной свеклой и Мангольдом отличаются по сравнению с другими гибридами в пределах вида *B. vulgaris* L. довольно высокой сахаристостью. Амплитуда вариирования гибридов по сахаристости не укладывается в «пределы» вариирования сахаристости родителей (т. е. Мангольда и сахарной свеклы урожайного направления). Расширение пределов изменчивости происходит за счет проявлений линий более сахаристых, чем сахарная свекла. Линии более низкосахаристые, чем Мангольд, нами не наблюдались. Если бы Мангольд имел добавочные основные факторы сахаристости, то среди линий находились бы как более, так и менее сахаристые линии, чем взятые для скрещивания родительские формы.

Таким образом примитивные формы Мангольда представляют большой интерес для генетических и селекционных исследований со свеклой. Выясняется исключительно важная роль Мангольда в образовании сахарной свеклы. Высокая сахаристость гибридов F_1—F_2 сахарной свеклы с Мангольдом делала вероятной возможность выделения более сахаристых форм, чем родительская форма сахарной свеклы. Начинающееся изучение старших генераций подтверждает это предположение. Мангольд имеет ряд иных модификаторов сахаристости, чем сахарная свекла. В новом гибридном организме удается достичь более благоприятного соотношения факторов, чем это было у каждого родителя в отдельности. Изменяется значение и самих факторов, поскольку они включены в новый организм.

Гибриды *B. maritima* L. североевропейского происхождения играют при скрещивании с сахарной, кормовой, столовой свеклой почти ту же роль, что и расы примитивного Мангольда. Дальнейшие генетические исследования покажут, что эти формы европейского Мангольда и европейской дикой *B. maritima* L. являются в отношении сахаристости генетически очень близкими. В нашем распоряжении был гибрид F_2 между дикой *B. maritima* L. и желтой

низкосахаристой кормовой свеклой. У гибридов F_2 происходит расщепление по сахаристости, весу корня, окраске, форме корня, одно- и двухлетности и т. д. Анализ сахаристости у двухлетних растений F_2 обнаруживает выщепление разнообразных форм. Наряду с растениями, по сахаристости приближающимися к кормовой свекле, появляются растения с сахаристостью, близкой к сахарной свекле. Расщепление по проценту сахара в F_2 у этого гибрида в условиях низкой сахаристости можно видеть из табл. 16.

Таблица 16

Расщепление по проценту сахара в F_2 между кормовой свеклой и дикой *Beta maritima* L. (по данным 1932 г., Батыева гора, Киев)

Число особей F_2	Процент сахара																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Имеющих следующую сахаристость	—	2	—	4	5	6	14	18	15	6	6	5	5	1	—	—	—	—	—	—

Таким образом и гибриды между очень низкосахаристой кормовой свеклой и дикой *B. maritima* L. могут дать относительно высокосахаристые формы. Проблема гибридизации дикой и культурной свеклы в настоящее время широко разрабатывается.

Результаты изучения гибридов сахарной, кормовой, столовой свеклы показывают не только на возможность выщепления высокосахаристых потомств из гибридов сахарной свеклы с кормовой, столовой или Мангольдом, но и на возможность синтеза сравнительно сахаристых форм свеклы без участия в скрещивании сахарной свеклы. Это может быть наиболее легко осуществимо при скрещивании некоторых зеленых примитивных Мангольдов с кормовой или столовой свеклой. Мангольд может быть заменен также некоторыми расами дикой *B. maritima* L. североевропейского происхождения.

Возможность синтеза высокосахаристых форм подтверждается и данными других авторов. Однако, никто из них не отмечает принципиального значения этих фактов. Объясняется это тем, что изучение отдельных комбинаций гибридов ведется фрагментарно в отрыве от изучения изменчивости других гибридов в пределах вида *B. vulgaris* L., а также неиспользованием методов гибридологического анализа.

Гибриды между кормовой и дикой свеклой изучает Bougy (1933), который приводит следующие данные:

Таблица 17

Название семян	Сахаристость в %
Сахарная свекла	19.3
Кормовой Вориак	5.4
Beta maritima L.	11.2
F_1 сахарная × кормовой Вориак	12.4
F_1 *B. maritima* L. × Вориак	12.3
F_1 *B. maritima* L. × сахарную свеклу	17.3

В этом опыте F_1 сахарной свеклы на кормовую и F_1 *B. maritima* L. на кормовую свеклу не различаются по своей сахаристости. Родительские же формы сахарной и дикой свеклы имеют совершенно различную сахаристость. Гибриды следующих генераций не изучались.

Изучение гибридов показывает, что группа современных кормовых и столовых сортов оказывается между собой более близкой, чем с Мангольдами, дикой *B. maritima* L. или сахарной свеклой.

Цветные формы Мангольда имеют некоторые свойства кормовой или столовой свеклы в то время, как специфические свойства Мангольда у них выражены слабее, чем у рас белого Мангольда. Цветные формы Мангольда возникли от скрещивания Мангольда с формами, близкими к современным столовым или кормовым сортам.

Гибриды свеклы с Мангольдом имеют ряд специфических свойств и напоминают гибриды с дикой *B. maritima* L. При скрещивании Мангольдов с кормовой свеклой получаются формы, фенотипически очень близкие к сахарной свекле. Гибриды между Мангольдом и кормовой свеклой дают выщепенцев с развитым, не вылезающим из земли конусообразным корнеплодом. Эти растения обычно богаты ботвой, имеют много колец и отличаются высокой сахаристостью. Подобные же гибриды получаются при скрещивании типичных кормовых форм (например, желтого Эккендорфа) с дикой *B. maritima* L.

Гибриды Мангольда со столовой свеклой по сахаристости близки к гибридам кормовой свеклы с Мангольдом. Однократная гибридизация между собой как кормовых сортов, так и кормовых со столовыми не приводит к выщеплению из F_2 растений типа сахарной свеклы. Кормовые и столовые сорта, опыленные Мангольдом или дикой *B. maritima* L., способны дать выщепенцев, фенотипически близких к сахарной свекле. Гибридное происхождение сахарной свеклы нашими опытами подтверждается полностью. Это подтверждается также анализом происхождения и истории культурной свеклы, разработанным В. П. Зосимовичем. Помимо группы кормово-столовых сортов, в образовании сахарной свеклы участвовали формы, близкие к группе Мангольда или дикой *B. maritima* L. Этим объясняется общеизвестный факт, что сахарная свекла, возникшая всего около ста лет тому назад, оказывается более близкой к дикой свекле *B. maritima* L., чем более старые формы типа кормового или столового направления. Сходство сахарной свеклы с дикой обусловлено участием в образовании сахарной свеклы, помимо кормовых форм, также Мангольдов, которые в отношении ряда признаков близки к европейским формам *B. maritima* L. В отдельных случаях отличить примитивные формы зеленого Мангольда от дикой *B. maritima* L. бывает не так легко. Как общее правило, примитивные формы Мангольда имеют более крупные и более сахаристые корни в то время, как ботва у них развита слабее. Наоборот, высококультурные расы Мангольда, имеющие очень широкие плоские черешки, крупные листья с листовыми пластинками, имеющими очень большое или, наоборот, малое количество хлорофилла, имеют мелкий корень, напоминающий собой корень дикой свеклы *B. vulgaris* L. из южных стран Европы, Африки или Малой Азии. Примитивный зеленый европейский Мангольд, наиболее близкий к свекле дикой европейской *B. maritima* L., при гибридизации с формами, наиболее близкими к кормовым сортам свеклы, дал исходные популяции, которые послужили селекционным материалом для образования первых сортов сахарной свеклы.

Низкая сахаристость Силезской свеклы и ряд других данных указывают, что эта свекла была ближе к корнеплодной, чем к лиственной. В популяции свеклы элементы Мангольда были включены благодаря гибридизации в незначительной концентрации. В процессе селекции сахарной свеклы они были усилены, что сказалось на увеличении числа колец, их большей плотности, большей деревянистости корня, увеличении ботвы и, наконец, на увеличении сахаристости.

Установив возможность выделения высокосахаристых растений свеклы от скрещивания между собой низкосахаристых форм, необходимо отметить, что их нельзя отождествлять с современной сахарной свеклой. Отождествление этих гибридов с сахарной свеклой неправильно не только потому, что гибриды отличаются в ряде признаков от сахарной свеклы. Различие между этими формами более глубокое, так как обусловлено творческой деятельностью человека. Современная сахарная свекла состоит из большого числа биотипов, рас, сортов, каждый из которых, благодаря селекции, приспособлен к разным условиям. Поэтому сахарная свекла в целом является высокоприспособленной культурой, отражающей огромную селекционную работу с этим растением. Выделенные же отдельные растения не могут иметь еще той приспособительной системы, которая имеется даже у отдельных сортов сахарной свеклы.

Для получения хорошо приспособленных гибридных сортов необходимо создание широких популяций, опирающихся на ряд не узко родственных между собой форм. Размножение таких популяций должно сопровождаться отбором.

Лаборатория генетики.
Всесоюзный институт
сахарной промышленности.
Киев.

Поступило
20.1.1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Герман Г., Записки III Комитета сахароваров при Моск. общ. с. х. в Москве, 1836.
[2] Савицкий В., Сборн. с. с. у., № 9, 2—32, 1930.
[3] Савицкий В., Труды I Всеукр. съезда по ген. и сел., 145—158, 1931.
[4] Савицкий В., Научные записки сах. пром-сти, XL, 1—17, 1934.
[5] Савицкий В. Труды В. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, XXVII, 2, 44—62, 1936.
[6] Савицкий В. Селекция и семеноводство, 4, 31—35, 1937.
[7] Becker-Dillingen, Der Züchter, 6, 172—181, 1931.
[8] Bougy E., Publ. l'Inst. Belge p. l'Amélioration de la betterave, 5, 147—226, 1933.
[9] Bougy E., La sucrerie Belge, 6, 102—106, 1933.
[10] Bougy E. Compte rendu définitif de la IV assemblée de l'I. I. R. B., 112—119, 1934.
[11] Bougy E., Bulletin de l'Association des chimistes, 3, 197, 1935.
[12] Colin H. et Bougy E., C. R. Acad. Sci, Paris, 191, 730 - 731, 1930.
[13] Colin H., Compte rendu déf. de la III assemblée de l'I. I. R. B., 1933.
[14] Munerati O., La betterave au III Congrès intertechn. de l'industr. agr., Paris, 1934.
[15] Munerati O. Compte rendu déf. de la V assemblée de l'I. I. R. B., 1935.
[16] Savitzky V., Compte rendu déf. de la IV Assemblée de l'I. I. R. B., 121—124, 1934.
[17] Schneider F., Deutsche Zuckerindustrie, 51, 521—524, 1926.
[18] Stehlik, Compte rendu déf. de la III assemblée l'I. I. R. B., 74—109, 1933.
[19] Tjebbes. Compte rendu déf. de la III assemblée l'I. I. R. B, 54—57, 1933.
[20] Vilmorin J., L'hérédité chez la betterave cultivée, Paris, 1923.
[21] Zippman E., Geschichte der Rübe als Kulturpflanze, Berlin, 1925.
[22] Зосимович В., Советский сахар, 4, 40, 51, 1936.

V. F. SAVITSKY. HYBRIDS OF BEET WITH MANGOLDS AND THE PROBLEM OF SYNTHESIS OF THE SUGAR BEET

SUMMARY

The variations in sugar content of the Silesian beet in 1838 are cited on the basis of Herman's geographical experiments, as well as the variations on sugar content of sugar beet during the last eighty years.

The interrelation as to sugar content is shown in modern varieties of sugar, fodder, table, semi-sugar beet and Mangolds.

Particularities of variations in sugar content of some Mangold forms are noted.

The principle is discussed as to pair selection of fodder, table beet and Mangolds of low sugar percentage, which would produce forms of higher sugar content at crossing. The hybridologic analysis shows the necessity of selecting beet varieties for crossing in that case with different principal factors of sugar content.

The hypothesis of genetic relation as to the fundamental genes of sugar content in sugar beet and some varieties of green Mangold is advanced. This is proved by the variations in the sugar content of numerous hybrids F_1 and F_2 between Mangolds, sugar, fodder and table beet, as well as between hybrids, produced from repeated crossing of F_1 hybrids with sugar, semi-sugar beet and Mangold.

The part of the root beet of low sugar content and the foliage beet of higher sugar content in the formation of sugar beet is examined.

The synthesis of forms of high sugar content produced from crossing of Mangold varietes of lower sugar content with the fodder or table beet is illustrated. This is proved by:

1) The increase of sugar content in Mangold hybrids with fodder, semi-sugar and table beet as compared to average sugar content of the parents.

2) The increased sugar content at the hybridisation with Mangolds is not the result of hetorosis as it keeps on in further generations.

3) A nearly similar sugar content of the hybrids F_1 and F_2 between sugar and fodder beet with table beet, when compared to the hybrids F_1 and F_2 between Mangold and fodder beet, as well as table beet.

4) A nearly similar sugar content of hybrids produced by the crossing of F_1 with sugar beet or with Mangolds.

5) The formation of plants in the F_2 of the Mangold hybrids with fodder or table beet of a sugar content similar to that of sugar beet.

6) The synthesis of relatively high sugar content varieties may be realized by means of the crossing of fodder or table beet with the North-European ecotypes of wild beet.

It may finally be said that the synthesis of sugar beet has taken place in the course of many years. The improving of beet was based on direct selection. The knowledge of the beet genetics makes it possible to build up the synthesis of beet of high sugar content during but few generations, and this may be done on a not very large scale.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1933
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

А. И. ДЕРЖАВИН

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ ПО ВЫВЕДЕНИЮ МНОГОЛЕТНИХ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ И РЖИ

Тезисы

В 1930 г., работая в Нагорном Карабахе, я нашел дикий многолетний ячмень *Hordeum bulbosum* L.; он навел меня на мысль вывести многолетние сорта ячменя, пшеницы, ржи и других с.-х. растений.

Наблюдения за многолетними видами с.-х. растений, многолетними кормовыми культурами и полученными нами многолетними гибридами пшеницы и ржи показали, что многолетние растения на 2—3-м году роста резко увеличивают урожай по сравнению с первым годом роста осенним и особенно весенним посевом. Отросшие после уборки зерен побеги дают второй добавочный урожай сена или зерна. Многолетние растения хорошо борются с сорняками, восстанавливают структуру и увеличивают плодородие почвы. Вот почему над созданием многолетних сортов в данное время работают десятки научно-исследовательских учреждений, сотни экспериментаторов. Наличие многолетних видов в роде почти каждого культурного растения дало возможность широко поставить затронутую проблему.

С 1930 г. я начал работы по выведению многолетних сортов пшеницы и ржи.

Пшеница не имеет в своем роде многолетних видов. Чтобы получить многолетние формы пшеницы, я скрещивал пшеницу с многолетней рожью *Secale montanum* Guss.

В 1931 г. было опылено 196 цветков, получено 74 зерна, 37,7% удачного оплодотворения. В 1931 г. из полученных зерен выращено 30 растений, из которых 29 оказались гибридными и одно растение материнским. Дальнейшие исследования показали, что некоторые виды пшениц *Triticum monococcum* L. и *Tr. dicoccum* Schöbl. почти не скрещиваются с многолетней рожью, наоборот, виды *Tr. vulgare* Host., *Tr. durum* Desf, *Tr. turgidum* L. и *Tr. polonicum* L. дают до 70% удачного оплодотворения. По-разному ведут себя разновидности и расы пшениц, легко скрещивающиеся с многолетней рожью. Удача оплодотворения во многом зависит от многолетней ржи, по-разному ведут себя виды и экотипы; первое поколение бесплодно. Проверка нескольких тысяч растений различных комбинаций показала, что имеются абсолютно бесплодные гибриды — растения, у которых не

развиваются тычинки; имеются гидриды, у которых нормально развиваются тычинки, пестики, и у некоторых растений имеются жизнеспособные яйцеклетки, т. е. от опыления нормальной пыльцой они дают до 2% зерна. Имеются гибриды, где нормально развивающиеся тычинки выбрасываются и имеют окрашивающиеся ацетокармином и прорастающие пыльцевые зерна.

Наибольший процент выхода зерен от гибридов первого поколения дали пшеницы Закавказья от скрещивания с многолетней рожью из Армении.

Полученные гибриды от опыления F_1 пшеницей давали слабо плодовитые растения. Плодовитость резко восстанавливалась в дальнейших поколениях, шло бурное расщепление — исключительно однолетних форм пшеничного типа.

Гибриды, полученные от опыления многолетней рожью, давали также слабо плодовитые растения многолетнего типа, близкие по морфологическому строению к первому поколению.

В 1933 г. от опыления гибридов первого поколения *Tr. durum leucurum* 1364/I × *Secale montanum* Guss кат. 8 из Армении многолетней рожью было получено два зерна, одно из них дало нормально плодовитое многолетнее растение. По внешнему виду оно было близко к первому поколению, но отличалось еще более мощным развитием и сильно повышенным по сравнению с материнской формой и стандартами пшеницы плодоношением.

Цитологическое исследование, проведенное нашими сотрудниками Назаровой и Рашевской, показало, что гибрид имеет 42 хромосомы, т. е. является амфидиплоидом.

Происхождение его, по нашему мнению, — соединение 2 нередуцированных гамет. Амфидиплоид, будучи размножен (в 1934 г. — 50 раст. и в 1935 г. — 400 раст.) до небольшого количества растений, давал в потомстве довольно выравненные растения. Одним из крупных недостатков была сильная ломкость колоса и неоднородное отрастание. В 1936 г. при анализе 2000 растений были обнаружены новые формы растений, отличающиеся по типу колоса и по различной степени ломкости и отрастания. Выделены многолетние формы, теряющие 1—2 верхних колоска. В 1937 г. при доведении до 300 000 растений было еще большее расщепление. Были отобраны 6 растений с крепким нераспадающимся колосом. Были так же, как и в 1936 г., отобраны формы, дающие второй урожай зерна в течение года.

В 1937 г. высеяно на 30 га 400 кг семян пшенично-ржаных гибридов, из них 25 га при хатах-лабораториях. Цель высева — отбор неломких высокопродуктивных многолетних и однолетних форм пшеницы. Небольшие посевы при хатах-лабораториях в 1937 г. дали нам возможность глубже изучить многолетнюю пшеницу. Исследования показали, что в ряде районов, преимущественно засушливых, она не дает отрастания, имеет сильную ломкость колоса. Наоборот, во влажных районах Алма-Ата, Западной области дает хорошее отрастание, в некоторых пунктах отсутствует ломкость колоса. В колхозах Карачая нами были высеяны формы, не давшие у нас отрастания после уборки на зерно. В Карачае же кусты на 95% отросли и пошли в зиму 1938 г.

Практический интерес представляют гибриды по стойкости к грибным болезням. За 2 года наблюдения за пшенично-ржаными гибридами мы наблюдали слабое поражение бурой листовой ржавчиной и полное отсутствие стеблевой и желтой ржавчины. Не отме-

чено ни одного случая заболевания пыльной и твердой головней. Отмечены слабые поражения спорыньей, редко встречающиеся у пшениц.

Особый интерес представляет высокая продуктивность зерна за 4 года: многие линии многолетней пшеницы дали 40—45 зерен в колосе, абсолютный вес 40—45 г, в тех же условиях стандарт Украинка давал 26—30 зерен и абсолютный вес до 30 г. В 1937 г. Украинка, высеянная в совершенно одинаковых условиях с гибридами, дала 31 зерно в колосе, вес 1000 зерен 26,9 г, лучшие линии гибридов давали от 70 до 124 зерен в колосе при абсолютном весе от 40—60 г.

Полученный амфидиплоид легко скрещивается с мягкими и твердыми пшеницами, меньший процент удачи дает при скрещивании с многолетней рожью. Все эти скрещивания, а также скрещивания лучших потомков амфидиплоида между собою дали возможность получить богатейший гибридный материал.

В текущем году получено большое количество гибридов от скрещивания лучших селекционных сортов с многолетней неломкой рожью. Последняя получена от гибридизации культурной ржи с многолетней (работу ведет мл. специалист Закосаренко); часть гибридов, начиная с первого поколения, уже не имеет ломкости колоса. Преодоление бесплодия, кроме подбора пар, ведем с 1936 г. путем удвоения числа хромосом в соме, путем воздействия эфиром и температурой на первое деление зиготы, путем регенерации молодых побегов и воздействия температурами и эфирами на редукционное деление с целью получения нередуцированных гамет.

От гибридизации однолетней ржи с многолетней получено большое число гибридов. Скрещивания дают большой процент удачи. Первое поколение частично плодовито. Начиная со второго поколения, идет бурное расщепление. Выщепляются многолетние формы с неломким колосом и крупным культурного типа зерном. Высеянные на изолированных участках потомства отобранных гибридов вновь дают сильное расщепление и, чтобы закрепить ценные признаки, необходимо делать отбор в течение 2—3 лет.

В данное время станция располагает большим количеством номеров многолетних гибридов ржи, дающих возможность получить не только сорта многолетней ржи, но и совершенно неломкие многолетние пшеницы.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. А. РОЗАНОВА

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ПРЕДЕЛЕ РОДОВ *RUBUS* и *FRAGARIA* В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

Автор указывает, что гибридизация отдаленных географических равнохромосомных рас *Fragaria* и *Rubus* дает положительные результаты. Большинство сортов *Fragaria* и *Rubus* являются гибридами, полученными от скрещивания отдаленных географических равнохромосомных рас или равнохромосомных близких видов.

Цитогенетический анализ *Fragaria* и *Rubus* указывает перспективные пути селекционной работы в области межвидовой гибридизации ягодных культур. Намечены определенные комбинации географических рас, которые дают ценные сорта, и определенные комбинации видов, которые дают положительные результаты.

В пределе каждого рода проблема отдаленной гибридизации имеет свои особенности. То, что считается иногда за отдаленное скрещивание, генотипически может быть близким и, наоборот, близкое скрещивание может быть генотипически отдаленным. Для решения вопроса о перспективности отдаленной гибридизации в том или ином роде необходимо познать генотипическую близость и отдаленность видов, что, в свою очередь, тесно связано с познанием эволюции видов данного рода. В качестве примера разбора проблемы отдаленной гибридизации в связи с познанием формообразовательных процессов я беру два рода — *Rubus* и *Fragaria*, у которых проблема отдаленной гибридизации хотя и имеет общие черты, но во многом стоит различно.

Разберем сначала те межрасовые и межвидовые скрещивания, которые хотя и относятся к отдаленным, но являются генотипически близкими. В пределе *Fragaria* и *Rubus* все равнохромосомные отдаленные географические расы и большинство равнохромосомных близких видов, как правило, скрещиваются хорошо и дают фертильное потомство. Так, например, хорошо скрещиваются между собой различные географические расы в пределе *Fragaria vesca*, *F. chiloensis*, *Rubus idaeus*, *R. caesius* и многих других видов. На этом основании весьма перспективны скрещивания между равнохромосомными подвидами — *R. idaeus* subsp. *vulgatus* Arrhen. (европейской малиной) и *R. idaeus* subsp. *strigosus* Mchx. (американской малиной). При правильном подборе пар удается получить путем этого скрещивания урожайные сорта с хорошими качествами плода (признак европейской малины), с прямостоячими кустами, не требующими подвязки (признак американской малины).

Такие перспективные сорта, ценные для переработок, получаются путем скрещивания близких равнохромосомных видов, как *R. idaeus* и *R. occidentalis*. Этим путем произошли все сорта пурпурной малины, занимающие в Америке в настоящее время большие площади.

Изучение мейозиса данных межрасовых и межвидовых скрещиваний показывает правильный ход редукционного деления без особых нарушений, в результате чего образуется нормальная пыльца. Очевидно, такие же правильные процессы происходят и при макроспорогенезе, в результате чего получаемые гибриды вполне фертильны.

Иная картина получается при разнохромосомных скрещиваниях географических рас и близких видов. Неправильные процессы, происходящие в мейозисе в связи с образованием унивалентов, влекут за собой возникновение стерильного, или с пониженной плодовитостью, потомства.

В особенности, стерильность гибридов наблюдается там, где одним из родителей является автополиплоид. Например, при скрещивании двух морфологически близких рас — сибирской 28-хромосомной малины (*R. idaeus* subsp. *sachalinensis* Lévl.[1] syn. *R. idaeus* subsp. *sibiricus* Konr.) с 14-хромосомной европейской (*R. idaeus* subsp. *vulgatus* Arrhen.) получается только стерильное потомство.

Изучение мейозиса автополиплоида (*R. idaeus* subsp. *sachalinensis* Lévl.) и гибрида *R. idaeus* subsp. *vulgatus* × *R. idaeus* subsp. *sachalinensis* показало, что пониженная плодовитость сибирской малины обязана факту образования мультивалентов, возникающих благодаря гомологичности хромосом, а стерильность гибрида является результатом как унивалентов, так и мультивалентов.

Из этого следует, что селекционная работа с сибирской малиной, которая проводится на сибирских зональных станциях, должна вестись в направлении скрещивания сибирской малины с европейскими 28-хромосомными сортами, а не с 14-хромосомными. В этом случае не исключена возможность образования мультивалентов, но можно ожидать, что при отсутствии унивалентов гибриды будут более плодовиты.

В связи с отмеченным нарушением процессов мейозиса при автополиплоидности одного из родителей, необходимо отметить, что явление автополиплоидии встречается у растений весьма часто, и поэтому его следует учитывать при выявлении перспективных отдаленных скрещиваний.

Переходя к скрещиванию отдаленных, но равнохромосомных видов, мы видим, что как в роде *Rubus*, так и в роде *Fragaria* при таких скрещиваниях наблюдается или стерильность гибридов, или отсутствие скрещиваемости.

Например, по данным Ярнелла (Yarnell, 1931) 14-хромосомный китайско-гималайский вид *Fragaria nilgerrensis* Schlecht., более далеко отстоящий от других, плохо скрещивается с другими диплоидными видами и обычно дает стерильные карликовые гибриды.

Так же ведут себя и равнохромосомные отдаленные виды рода *Rubus*, принадлежащие к различным подродам или входящие в отдаленные серии одного подрода.

[1] Сибирская малина часто носит название *R. idaeus* subsp. *melonolasius* Focke. Мы считаем более правильным присоединить этому подвиду название *R. idaeus* subsp. *sachalinensis* Lévl., так как сахалинская и сибирская расы являются одним подвидом.

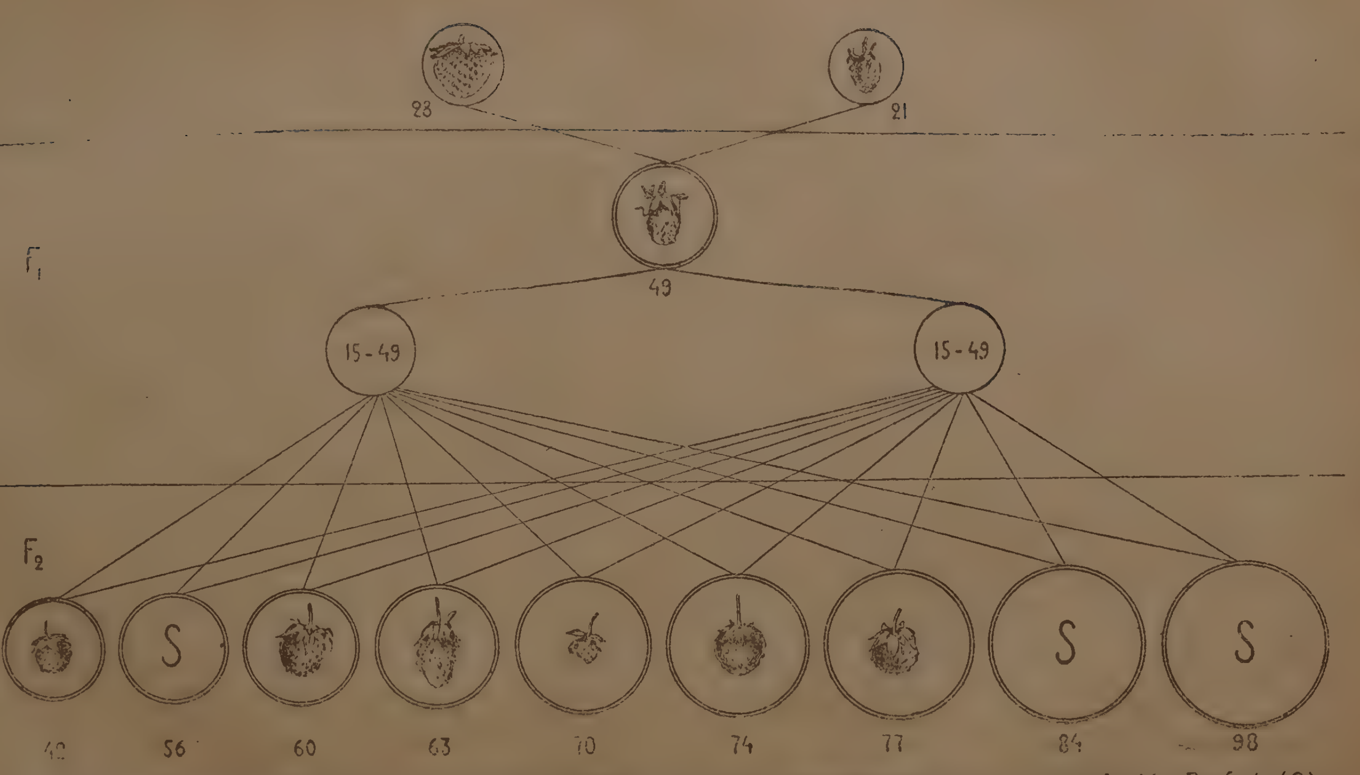
Так, равнохромосомные виды подродов *Cylactis* (северных малин) и *Idaeobatus*, как *R. arcticus* (2 n = 12) и *R. idaeus* (2 n = 14), не скрещиваются между собой, также не скрещиваются *R. nutkanus* (2 n = 14) из подрода *Anoplobatus* (декоративных малин) с *R. idaeus* (2 n = 14) и *R. crataegifolius* (2 n = 14) из подрода *Idaeobatus* и с *R. caucasicus* (2 n = 14) из подрода *Eubatus* (ежевик).

Несколько иначе, чем остальные виды, ведут себя два вида: китайский (сечуанский) вид *R. xanthocarpus* Bureau et Franch., из подрода *Cylactis*, и японский вид *R. illecebrosus* Focke из подрода *Idaeobatus*. Эти два вида, хотя и отнесены систематиками к различным подродам, но они имеют общие морфологические черты и общее сходство по поведению. Именно, в то время как равнохромосомные виды разных подродов не скрещиваются вовсе, *R. xanthocarpus* и *R. illecebrosus* скрещиваются с равнохромосомными видами других подродов, но дают стерильное потомство (с *R. idaeus* из подрода *Idaeobatus*, с *R. caesius* из подрода *Eubatus*, с *R. odoratus* и *R. nutkanus* из подрода *Anoplobatus*). Принимая во внимание, что родовой полиморфизм и центр происхождения рода *Rubus* находится на юго-востоке Азии, можно предположить, что *R. xanthocarpus* и *R. illecebrosus* являются древними видами, менее изменившимися в эволюционном развитии и поэтому сохранившими некоторую общность с видами различных подродов.

Переходя к разбору скрещивания разнохромосомных морфологически отдаленных видов в пределе родов *Rubus* и *Fragaria*, мы видим различные результаты, вследствие различия формообразовательных процессов, протекающих в этих родах. В роде *Fragaria* встречаются 14, 28, 42, 56-хромосомные виды. Скрещивания между видами различных хромосомных групп произведены многими иностранными исследователями (East, 1930, 1934; Ichijima, 1926, 1930; Kichara, 1930; Lilienfeld, 1933, 1936; Schiemann, 1931, 1937; Yarnell, 1931 и др.), сотрудниками секции ягодных культур Всесоюзного института растениеводства — Федоровой и Догадкиной — и сотрудниками Генетической лаборатории им. Мичурина — Петровым и др. Эти скрещивания говорят за то, что наиболее перспективными являются скрещивания тех видов, которые имеют сравнительно небольшое различие в числах хромосом.

Так, плодовитое потомство получено Федоровой (1935, 1938) в скрещивании *F. vesca* (2 n = 14) × *F. orientalis* (2 n = 28), *F. orientalis* (2 n = 28) × *F. elatior* (2 n = 42), *F. grandiflora* (2 n = 56) × *F. elatior* (2 n = 42). Наиболее интересным оказалось скрещивание между *F. grandiflora* — культурным сортом *Lucida Perfecta* (2 n = 56) и *F. elatior* (2 n = 42) (фиг. 1). Это скрещивание дало в F_1 49-хромосомные растения, а в F_2 большой полиплоидный ряд с некоторыми отклонениями. Именно были получены 42, 56, 60, 63, 70, 74, 77, 84 и 98-хромосомные растения. Из данного ряда 42, 60, 63, 74, 77 были плодовиты. Растения с высокими числами хромосом (2 n = 84 и 2 n = 98) оказались наиболее слабо развитыми и стерильными. В особенности карликовым, слабым и совершенно стерильным растением был 98-хромосомный амфидиплоид, который скоро погиб.

Анализ мейозиса гибридов различных разнохромосомных скрещиваний был произведен многими исследователями (East, 1934; Ichijima, 1926, 1930; Kichara, 1930; Schiemann, 1931, 1937; Yarnell, 1931; Lilienfeld, 1933, 1936; Федоровой, 1934, 1935, 1938; Догадкиной, 1938). Наиболее интересные данные по выявлению геномов имеются в работах Lilien-



Фиг. 1. Схема скрещивания *Fragaria grandiflora* × *Fragaria elatior*. Родительские формы — сорт *Lucida Perfecta* (♀), *F. elatior* (♂). Первое поколение, имеющее 49 хромосом, образует гаметы с 15—49 хромосомами. Второе поколение представляет сложный полиплоидный ряд. Буквой S отмечены стерильные гибриды (составлено по данным Федоровой).

feld (1933, 1936), Федоровой (1934, 1938), Schiemann (1937) и Догадкиной (1938). Лилиенфельд впервые получила плодовитые гибриды между *F. nipponica* (2 n = 14) и *F. elatior* (2 n = 42). Анализ мейозиса этих гибридов показал, что один из геномов *F. nipponica* гомологичен геному *F. elatior*. Кроме того, все геномы *F. elatior* гомологичны между собой. Schiemann (1937), скрещивая *F. collina* (2 n = 14) с *F. elatior* (2 n = 42), подтверждает данные Лилиенфельд и считает, что и геном *F. collina* гомологичен одному геному *F. elatior* (а, следовательно, и геному *F. nipponica*), два других генома *F. elatior* гомологичны между собой. Федорова (1938 а и б), разбирая скрещивание *F. vesca* × *F. elatior* и анализируя цитогенетически 28-хромосомный стерильный гибрид, находит, что в диакинезе и I метафазе наблюдается в большинстве случаев 14 бивалентов, а иногда только 7 хромосомальных отдельностей; последнее говорит за то, что конъюгация хромосом может происходить не только попарно, но и по четыре. Основываясь на этих данных Федоровой, можно построить предположение, что, во-первых, геном *F. vesca* гомологичен геному *F. elatior* и два других генома *F. elatior* гомологичны между собой, и, во-вторых, что геном *F. vesca* и геном *F. elatior* настолько близки между собой, что могут образовывать квадриваленты. Из этого следует, что скрещивание разнохромосомных видов, сильно отличающихся по числу хромосом, может дать плодовитые гибриды тогда, когда геномы видов не слишком близки между собой. Это, очевидно, имеет место при скрещивании *F. nipponica* или *F. collina* с *F. elatior*, но не при скрещивании *F. vesca* с *F. elatior*.

Анализ мейозиса гибрида *F. vesca* (2 n = 14) с *F. orientalis* (2 n = 28) (Догадкина, 1938) показал, что и у этих видов геномы гомологичны.

Анализ мейозиса гибридов F_1 *F. grandiflora* × *F. elatior* (Федорова, 1938) показал, что в F_1 образуется от 14 до 21 бивалентов. Иначе говоря, два генома *F. elatior* гомологичны двум геномам *F. grandiflora*, третий геном *F. elatior*, очевидно, также частично гомологичен третьему геному *F. grandiflora*. Из этого следует также, что два генома *F. grandiflora* гомологичны между собой. В разнохромосомных гибридах F_2 в связи с увеличением числа хромосом наблюдается явление стерильности, которое в значительной мере обязано наличию большого числа гомологичных хромосом. Благодаря этому образуются мультивалентные соединения и наступают неправильности в процессах редукционного деления (Федорова, 1938). Анализ скрещивания *F. vesca* × *F. grandiflora* (Догадкина, 1938) показал, что у гибрида F_1 образуются 14 бивалентов, из чего следует, что геном *F. vesca* гомологичен одному геному *F. grandiflora* и два других генома *F. grandiflora* гомологичны между собой.

Таким образом, если на основе всех вышеуказанных данных дать анализ геномов, наиболее распространенных и ценных для селекции видов *Fragaria*, то мы получим следующие данные (табл. 1).

Согласно этим формулам, мы видим, что виды рода *Fragaria* или автополиплоиды или аллополиплоиды, происшедшие от скрещивания близких видов. Неизвестен еще один геном *F. grandiflora*, который может быть решен после анализа гибрида *F. orientalis* × *F. grandiflora*. В свете всех данных, рассматривая гипотезу о происхождении культурных сортов, относящихся к *F. grandiflora*, следует допустить, что последние произошли путем скрещивания весьма близких видов, мало отличающихся своими геномами, или, возможно

близких рас. Если *F. virginiana* и *F. chiloensis*, как предполагают, действительно принимали участие в образовании культурных сортов, то они должны быть или автополиплоидами с гомологичными геномами или близкими аллополиплоидами.

Геномы видов рода *Fragaria*[1] Таблица 1

Название	Число хромосом	Геномы
F. vesca L.	14	A_v A_v
F. orientalis Los.	28	A_{or} A_{or} A_{or}
F. elatior Ehrh.	42	$A_{el}{}^{1}{}_{1}$ A_{el} A_{el}
F. grandiflora Ehrh. . . .	56	A_{gr}, A_{g}, A_{gr}

Можно также допустить, что культурные сорта могли произойти путем скрещивания различных рас *F. chiloensis*. Последний вид имеет широкий ареал распространения и включает различные морфолого-экологические и морфолого-географические расы, часто характеризующиеся крупноплодием. Скрещивание таких рас, обладающих близкими геномами, могло привести к созданию крупноплодных форм, которые и были введены в культуру.

В итоге изучение проблемы отдаленной гибридизации в роде *Fragaria* в связи с познанием формообразовательных процессов и эволюции видов позволяет сделать следующие заключения о перспективности отдаленной гибридизации.

1. Наиболее перспективными являются скрещивания видов, мало различающихся числами хромосом (*F. vesca* × *F. orientalis*, *F. orientalis* × *F. elatior*, *F. grandiflora* × *F. elatior*).

2. Скрещивание отдаленных видов, сильно отличающихся числом хромосом, может быть перспективно, если униваленты остаются в таком числе, что могут, благодаря гомологичности геномов, конъюгировать (*F. nipponica* × *F. elatior*, *F. collina* × *F. elatior*).

3. Скрещивание разнохромосомных близких видов со сходными геномами, образующих мультивалентные соединения, не перспективно (*F. vesca* × *F. elatior*).

4. При скрещивании высокохромосомных видов наиболее перспективными будут в F_2 и последующих поколениях гибриды, которые имеют меньшее количество гомологичных хромосом. Высокохромосомные формы и амфидиплоид из F_2 от скрещивания *F. grandiflora* × *F. elatior*, имеющие большое число гомологичных хромосом, образуют мультивалентные соединения, ведущие к стерильности.

Переходя к отдаленным разнохромосомным скрещиваниям в роде *Rubus*, следует отметить, что, как правило, разнохромосомные, как и равнохромосомные отдаленные виды разных подродов не скрещиваются между собой. Так, не скрещиваются виды подродов *Idaeobatus* и виды подрода *Eubatus* с видами подродов *Cylactis*, *Anoplobatus* и *Chamaemorus*. Исключением являются отдаленные равно- и разнохромосомные скрещивания между подродами *Idaeobatus* и *Eubatus* (малин и ежевик).

В результате многих экспериментальных работ установлено, что при скрещивании между собой видов подродов *Idaeobatus* и *Eubatus*

[1] Знаком „[1]" мы показываем неполную иногда гомологию между данными геномами.

плодовитые гибриды получаются или путем амфидиплоидии или путем образования полуторных диплоидов (гемиолодиплоидов).

Так, в литературе имеются указания (Crane and Darlington, 1927), что путем скрещивания двух разнохромосомных ежевик *R. rusticanus* var. *inermis* Wild. (n=7) и *R. thyrsiger* Bab. (n=14) был получен, кроме стерильных триплоидов, плодовитый тетраплоид. Этот тетраплоид возник благодаря образованию соматической гаметы у материнской формы и скрещивания такой гаметы с нормальной отцовской. Плодовитость этого тетраплоида объясняется конъюгацией не только геномов *R. rusticanus* и *R. thyrsiger* между собой, но и хромосом *R. thyrsiger* путем автосиндеза.

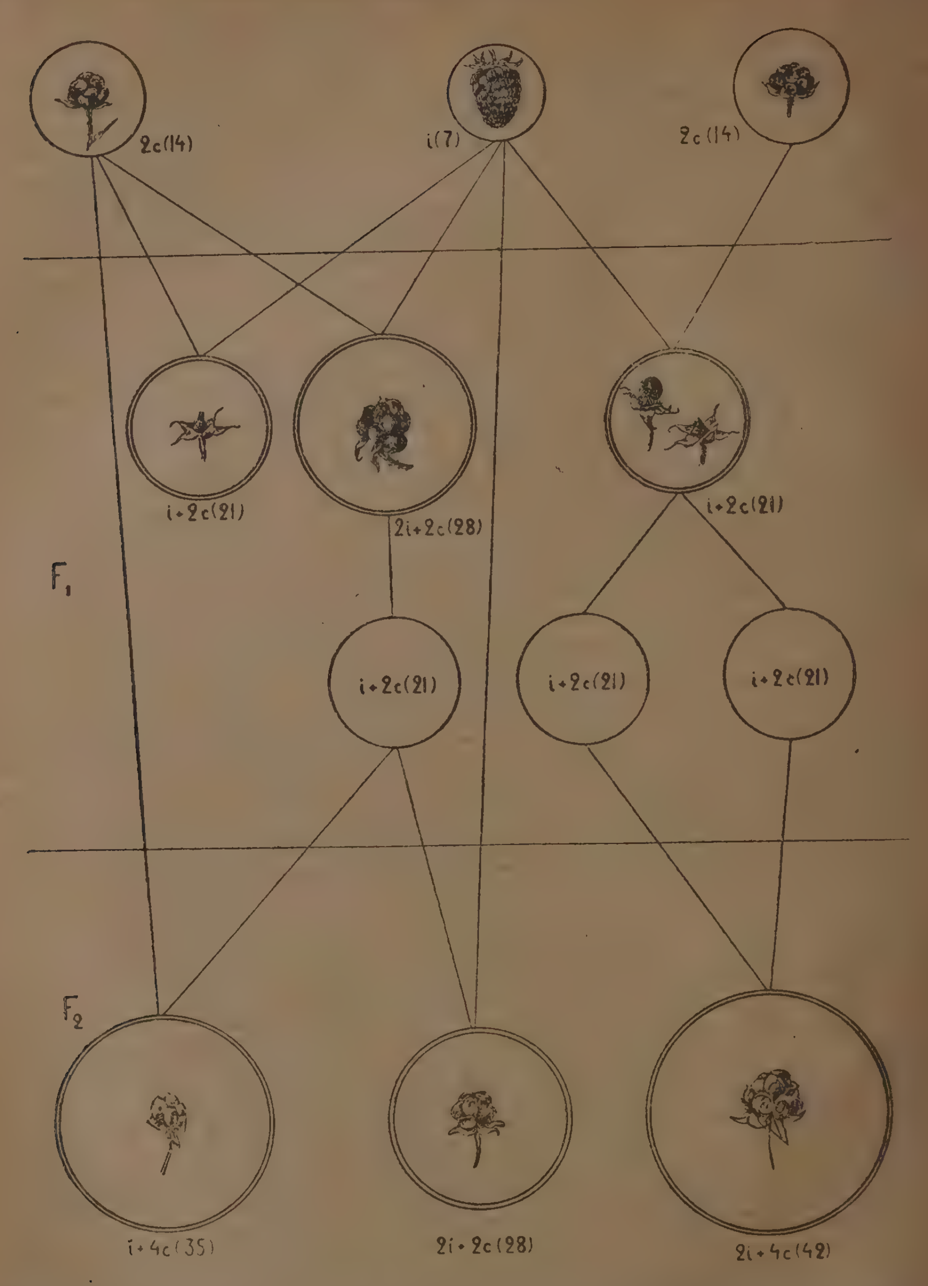
Очевидно, таким же путем произошел и сорт *Laxtonberry* (2n=49), который является предполагаемым гибридом между *Loganberry* (2n=42) и *R. idaeus* (2n=14). Что касается образования амфидиплоидов, то амфидиплоидом является сорт *Veitchberry* (2n=28), который произошел путем скрещивания сорта *November Abundance* (2n=14) с *R. rusticanus* (2n=14).

Зная возможность получения амфи- и гемиолодиплоидов при скрещивании видов ежевик и малин, нами был поставлен опыт получения таковых путем скрещивания европейской малины (*Rubus idaeus* subsp. *vulgatus* Arrhen.) и северной ежевики (*Rubus caesius* L.). Практической целью получения такого гибрида является создание ценного для переработки северного сорта, имеющего признаки малин и ежевик. Теоретической целью является выяснение происхождения видов серии *Sub-Idaei*, характеризующихся признаками малины и северной ежевики. В результате проведенных скрещиваний различных географических рас *R. caesius* с *R. idaeus* (крупноплодным сортом Английская) был получен в F_2 от скрещивания туркестанской ежевики с малиной фертильный амфидиплоид (2n=42) и при скрещивании пермской расы ежевики с малиной в F_1 плодовитый полуторный диплоид (2n=28). Как амфидиплоид, так и гемиолодиплоид несли признаки вида *R. maximus* Marsson, принадлежащего к серии *Sub-Idaei*, отличаясь от него более крупными плодами. Последнее понятно, так как в скрещивании в качестве материнской формы нами были взяты не дикие расы малины, а крупноплодный сорт.

Как видно из таблицы (фиг. 2), 28-хромосомный амфидиплоид был относительно константен, так как жизненными у него были лишь 21-хромосомные гаметы. Поэтому при скрещивании с *R. idaeus* он давал только 28-хромосомные гибриды, при скрещивании с *R. caesius* только 35-хромосомные. В результате полученные 28, 35 и 42-хромосомные формы объяснили полиморфизм серии *Sub-Idaei*.

Из этих данных следует, что скрещивание отдаленных разнохромосомных видов подродов *Idaeobatus* и *Eubatus* перспективно, благодаря возможности получения плодовитых амфидиплоидов и гемиолодиплоидов. Формообразовательные процессы в роде *Rubus* происходят в связи с гибридизацией, и при отдаленных скрещиваниях новые формы, сорта и виды могут получаться там, где виды имеют различные геномы, но не разошлись еще настолько, чтобы не иметь возможности скрещиваться. Таким образом, в роде *Rubus* и в роде *Fragaria* эволюционные процессы идут различно, и познание этого различия ведет к овладению формообразовательными процессами при отдаленной гибридизации.

Так, в роде *Fragaria*, где геномы различных видов чрезвычайно близки, мы в действительности имеем не гибридизацию между отда-



Фиг. 2. Схема скрещивания *Rubus idaeus* subsp. *vulgatus* × *R. caesius*. Родительские формы — сорт Английская (♀), *R. caesius* туркестанская раса справа (♂) и *R. caesius* пермская раса слева (♂). F_1 от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* туркестанская раса почти стерильно. Образующиеся изредка соматические гаметы дают в F_2 амфидиплоид, F_1 от скрещивания *R. idaeus* × *R. caesius* пермская раса дает в F_1 или стерильные 21-хромосомные гибриды или фертильные 28-хромосомные. Последние при скрещивании с *Rubus idaeus* дают 28-хромосомные растения, при скрещивании с *Rubus caesius* 35-хромосомные. Буквой i обозначен геном *R. idaeus*, содержащий 7 хромосом, буквой **c** — геном *R. caesius*. Оба генома R. *caesius* приводятся пока не дифференцированно (2c). (по Розановой).

ленными, видами, а между генотипически близкими. Отсюда и пути, ведущие к преодолению нескрещиваемости или стерильности гибридов, должны быть направлены на получение таких гибридов, у которых было бы меньше унивалентов и мультивалентов. В роде *Rubus*, где формообразовательные процессы привели к различию геномов у видов различных подродов, для преодоления стерильности и нескрещиваемости следует вести гибридизацию между менее генотипически разошедшимися видами. Автополиплоидия в роде *Rubus* играла сравнительно незначительную роль, и для практической селекции ее следует учитывать при скрещивании сибирской малины, являющейся автополиплоидом. Наоборот, одним из крупных формообразовательных факторов в роде *Rubus* является амфидиплоидия. Если в небольшом опыте на питомнике получение амфидиплоидов не представляет больших затруднений, то тем более следует допустить, что в большой лаборатории природы образование амфидиплоидов, как и гемиолодиплоидов, идет весьма интенсивно.

Таким образом, чтобы познать перспективность межвидовых скрещиваний, необходимо знать главнейшие этапы генотипических изменений видов.

Дарвин («Происхождение видов»), касаясь вопросов бесплодия межвидовых гибридов, говорит по этому поводу так:

«Обычное бесплодие скрещивающихся видов можно с уверенностью рассматривать не как особо приобретенное или дарованное свойство, а как привходящий результат изменений их половых элементов — изменений, природа которых неизвестна».

Познание этой неизвестной природы половых элементов—дело генетиков и селекционеров и, можно сказать, что многое неизвестное стало теперь понятным в свете цитогенетических данных.

Выводы

1. В пределе родов *Fragaria* и *Rubus* все равнохромосомные отдаленные географические расы и большинство равнохромосомных близких видов, как правило, скрещиваются хорошо и дают фертильное потомство. Ряд перспективных сортов малин получен путем скрещивания подвида *R. idaeus* subsp. *vulgatus* Arrhen. (европейской малины) и *R. idaeus* subsps. *strigosus* Mchx. (американской малины), а также путем скрещивания близких видов *R. idaeus* и *R. occidentalis*.

2. Скрещивание разнохромосомных рас ведет к образованию бесплодного потомства или потомства с пониженной фертильностью. В особенности обычно стерильное потомство получается там, где одним из родителей является автополиплоид, как, например, при скрещивании *R. idaeus* subsp *vulgatus* с *R. idaeus* subsp. *sachalinensis* (сибирской малиной). В этом случае стерильность возникает не только в результате образования унивалентов, но и тривалентов, что ведет к нарушению правильности процессов мейозиса.

3. Скрещивание отдаленных равнохромосомных видов дает, как правило, или стерильное потомство или не дает вовсе потомства. В роде *Fragaria* карликовое и стерильное потомство дает скрещивание отдаленного 14-хромосомного китайско-гималайского вида *Fragaria nilgerrensis* с другими 14-хромосомными видами. В роде *Rubus* равнохромосомные виды разных подродов или не скрещиваются вовсе (кроме видов подродов *Idaeobatus* и *Eubatus*), или дают сте-

рильное потомство. В последнем случае так ведут себя только два вида: *R. xanthocarpus*—китайский вид из подрода *Cylactis* и *Rubus illecebrosus* — японский вид из подрода *Idaeobatus*. Эти виды скрещиваются с видами различных подродов, но дают стерильное потомство. Можно предположить, что данные виды древние, менее разошедшиеся в процессе эволюции от видов других подродов.

4. Скрещивание разнохромосомных видов в пределе родов *Rubus* и *Fragaria* проходит различно. В роде *Fragaria*, как показали работы различных исследователей, а, в особенности, работы Федоровой (1934, 1935, 1938), Lilienfeld (1933, 1936) и Догадкиной (1938), геномы отдаленных видов близки между собой. Принимая во внимание данные, которые получены этими авторами по анализу мейозиса у гибридов различных разнохромосомных скрещиваний, можно построить следующую формулу геномов для наиболее часто встречающихся и наиболее практически ценных видов: для *F. vesca* A_v A_v, для *F. orientalis* — A_{or} A_{or} A_{or}, для *F. elatior* — A_{el1} A_{el} A_{el}, *F. grandiflora* A_{gr1}. A_{gr}. A_{gr}. Геномы A_{el1} и A_{gr1} показывают иногда неполную гомологию.

5. На основе приведенных формул следует, что эволюция видов рода *Fragaria* идет в направлении автополиплоидии или близкой аллополиплоидии. На этом основании гипотеза о происхождении культурных сортов путем скрещивания *F. chiloensis* и *F. virginiana* требует дополнения в том направлении, что *F. virginiana* и *F. chiloensis* являются также вероятно автополиплоидами или близкими аллополиплоидами с гомологичными геномами.

6. На основе познания формообразовательных процессов в роде *Fragaria* можно сделать следующее заключение о перспективности межвидовой гибридизации разнохромосомных видов: а) наиболее перспективными являются скрещивания видов, мало различающихся числом хромосом; б) скрещивание видов, значительно отличающихся числом хромосом, может быть перспективно в том случае, если предполагаемые униваленты остаются в таком числе, что могут, благодаря гомологичности геномов, конъюгировать; в) скрещивание разнохромосомных близких видов с весьма сходными геномами (например, *F. vesca*, *F. elatior*) не перспективно, так как мультивалентные образования ведут к стерильности; г) при скрещивании высокохромосомных видов наиболее перспективными в F_2 и в последующих поколениях будут те гибриды, которые будут иметь меньшее количество гомологичных хромосом. Отсюда высокохромосомные гибриды и амфидиплоиды, имеющие большое число гомологичных хромосом, стерильны, вследствие образующихся мультивалентных соединений и в связи с этим вследствие нарушения процессов мейозиса.

7. Скрещивание разнохромосомных видов рода *Rubus*, принадлежащих к различным подродам, дает отрицательный результат, кроме видов подродов *Eubatus* и *Idaeobatus*, где преодоление нескрещиваемости осуществляется путем получения амфидиплоидов и гемиолодиплоидов.

8. Путем скрещивания *R. idaeus* и *R. caesius* (северная ежевика) получены плодовитые амфидиплоиды и гемиолодиплоиды. Эти гибриды сходны с видом *R. maximus* Marsson из серии *Sub-Idaei*.

9. На основе приведенных данных можно заключить, что в эволюции видов рода *Rubus* амфидиплоидия является крупным фактором видообразования. Поэтому наиболее перспективными из отдаленных скрещиваний являются скрещивания между видами подродов *Eubatus*

и *Idaeobatus*, стоящие на границе нескрещиваемости и дающие амфидиплоиды.

10. Познание формообразовательных процессов и путей эволюции данного рода дает материал к решению проблемы межвидовой гибридизации. Для решения проблемы межвидовой гибридизации в роде *Fragaria* необходимо учитывать процессы, стоящие в связи с происхождением видов путем автополиплоидии или близкой аллополиплоидии; для решения проблемы межвидовой гибридизации в роде *Rubus* необходимо учитывать явления амфидиплоидии и гемиолодиплоидии.

11. Познание проблемы отдаленной гибридизации дает ценные практические результаты и правильно направляет пути селекционной работы.

Всесоюзный институт растениеводства.
Ленинград.

Поступило
22. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Догадкина Н., К вопросу о взаимоотношении геномов у некоторых видов *Fragaria*. Тр. пр. бот., ген. и сел. (печатается), 1938.
[2] Розанова М., Пути формообразования в роде *Rubus*. Бот. журн., 19(4) : 376—384, 1934.
[3] Федорова Н., Межвидовая и внутривидовая гибридизация земляники и ее значение для селекции, Соц. раст., 15 : 101—110, 1935.
[4] Федорова Н., Отдаленная гибридизация в роде *Fragaria*. Тр. пр. бот., ген. и сел. (печатается), 1938.
[5] Федорова Н., Цитогенетическое изучение полиплоидных гибридов F_2 в скрещивании крупноплодной земляники (*Fragaria grandiflora* Ehrh.) с лесной клубникой (*F. elatior* Ehrh). Тр. пр. бот., ген. и сел. (печатается), 1938.
[6] Crane a. Darlington C., The origin of new forms in *Rubus* 1. Genetica 9 : 241—278, 1927.
[7] East, A novel type of hybridity in *Fragaria*, Genetics 19(2) : 167—174, 1934.
[8] Fedorova N., Polyploid interspecific hybrids in the genus *Fragaria*, Genetica 16(5—6) : 524—541, 1934.
[9] Ichijima K., Cytological and genetic studies on *Fragaria*, Genetics 11(6) : 590—604, 1926.
[10] Ichijima K., Studies on the genetics of *Fragaria*, Ztschrift ind. Abst. u. Vererb., 55 : 300—347, 1930.
[11] Kihara H., Karyologische Studien an *Fragaria*, Cytologia (4) : 345—357, 1930.
[12] Lilienfeld F., Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*, Jap. Journ. of Bot. 6(3) : 425—458, 1933.
[13] Lilienfeld F., Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*, Jap. Journ. Bot. 8(2) : 119—142, 1936.
[14] Schiemann E., Geschlechts und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*, Bot. Abh., 18, 1931.
[15] Schiemann E., Artkreuzungen bei *Fragaria*, Ztschrift. f. ind. Abst. u. Vererb., 73(3/4) : 375—390, 1937.
[16] Yarnell S., A study of certain polyploid and aneuploid forms in *Fragaria*, Genetics 16(5) : 455—489, 1931.
[17] Yarnell S., Genetic and cytological studies on *Fragaria*, Genetics 16(5) : 422—454, 1931.

M. A. ROZANOVA

HYBRIDIZATION WITHIN THE GENERA *RUBUS* and *FRAGARIA* AS RELATED TO PROBLEMS OF FORM-GENESIS

SUMMARY

1. Within the genera *Rubus* and *Fragaria* all distant geographical races and most closely related species having the same chromosome number, as a rule, readily intercross and give fertile progeny. A number

of promising varieties of raspberries have been obtained by crossing the European raspberry (*Rubus idaeus* subsp. *vulgatus* Arrh.) with the American raspberry (*R. idaeus* subsp. *strigosus* Mchx.), and also by crossing closely related species.

2. Crosses between races having different chromosome numbers results in the formation of sterile or semi-sterile progeny. In particular, sterile progeny is usually obtained, if one of the parental forms is an autopolyploid, as when the European raspberry (*Rubus idaeus* subsp. *vulgatus*) is crossed with the Siberian raspberry (*R. idaeus* subsp *sachalinensis* Lévl.). In this case sterility arises as a result of the formation not only of univalents, but also of trivalents, which disturbs the regular course of meiosis.

3. Crosses between distant species having the same chromosome number give, as a rule, either sterile progeny or no progeny at all. In *Fragaria* sterile progeny is obtained from crosses between the distant 14-chromosome Chinese-Himalayan species, *F. nilgerrensis*, and other 14-chromosome species. In *Rubus* species having the same chromosome number but belonging to different subgenera (except for species of the subgenera *Idaeobatus* and *Eubatus*) either do not cross at all or give sterile progeny. The latter occurs only in the case of two species — *R. xanthocarpus* Bureau & Franch. a Chinese species belonging to the subgenus *Cylactis*, and *R. illecebrosus* Focke, a Japanese species belonging to the subgenus *Idaeobatus* — which cross with species of other subgenera but give sterile progeny. Presumably these species are ancient forms, which during the process of evolution have diverged but little from species of other subgenera.

4. Crosses between species of the genus *Fragaria* having different chromosome numbers behave differently from those between such species of the genus *Rubus*. In *Fragaria*—as experiments of various investigators have shown, particularly those of Fedorova (1934, 1935, 1938), Lilienfeld (1933, 1936), and Dogadkina (1936) — the genoms of distant species closely resemble one another. Utilizing the data obtained by these investigators from analyses of meiosis in hybrids from crosses between various species having different chromosome numbers, one may construct the following genomic formulae for those species most commonly encountered and having the greatest practical significance: *F. vesca* — A_v A_v; *F. orientalis* — A_{or} A_{or} A_{or}; *F. elatior* — A_{el1} A_{el} A_{el}; *F. grandiflora* — A_{gr1} A_{gr} A_{gr}. The genoms A_{el1} and A_{gr1} are not fully homologous to the other genoms.

5. From these formulae it may be deduced that the evolution of species of *Fragaria* has proceeded in the direction of autopolyploidy or close allopolyploidy. From this it follows that the hypothesis as to the origin of cultivated varieties from a cross between *F. virginiana* and *F. chiloensis* needs supplementing to the extent of stating that *F. virginiana* and *F. chiloensis* are also probably autopolyploids or close allopolyploids with homologous genoms.

6. On the basis of our knowledge of the processes of form-genesis in *Fragaria*, we may draw the following conclusions as regards distant hybridization between species of that genus having different chromosome numbers: (a) the most promising crosses are those between species differing but slightly in chromosome number; (b) crosses between species differing considerably in chromosome number may be promising, if the univalents are of such number that they, thanks to the homology of the genoms, may conjugate; (c) crosses between close species having different

chromosome number but very similar genoms (e. g., *F. vesca* × *F. elatior*) are not promising, since multivalent formations lead to sterility; (d) in crosses between species with large chromosome numbers the most promising forms in F_2 and subsequent generations will be those having the least number or homologous chromosomes. Hybrids and amphidiploids having a large chromosome number and a large number of homologous chromosomes are sterile, due to the formation of multivalents and the consequent disturbance of the course of meiosis.

7. Crosses between species of *Rubus* having different chromosome numbers and belonging to different subgenera give negative results, except in the case of species of the subgenera *Idaeobatus* and *Eubatus*, where non-crossability may be overcome by obtaning amphidiploids and hemiolodiploids.

8. By crossing *Rubus idaeus* with *R. caesius* (northern dewberry) fertile amphidiploids and hemiolodiploids are obtained. These hybrids are similar to the species *R. maximus* Marss. and to other species of the series *Sub-Idaei*.

9. On the basis of the above data it may be concluded that in the evolution of species of *Rubus* amphidiploidy has constituted a major factor in species formation. Hence, the most promising distant crosses are those between species of the subgenera *Idaeobatus* and *Eubatus*, which verge on non-crossability and give amphidiploids.

10. Knowledge of the processes of form-genesis and the evolutionary path of a given genus provides data aiding in the solution of the problem of distant hybridization. In order to solve this problem in the genus *Fragaria*, one should take into account the processes linked with the origin of species by way of autopolyploidy or close allopolyploidy, while in the genus *Rubus*, one should take into account the phenomena of amphidiploidy and hemiolodiploidy.

11. The solution of the problem of distant hybridization will aid in obtaining valuable practical results and will provide a reliable guide in breeding work.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Я. КУЗЬМИН

О НЕКОТОРЫХ РЕЗУЛЬТАТАХ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ У *RIBES*, *RUBUT* и *FRAGARIA*

«Человек может и должен создавать новые формы растений лучше природы» (И. В. Мичурин).

В настоящей статье подводятся краткие итоги экспериментальной работы в ЦГЛ им. И. В. Мичурина в области межвидовой гибридизации с ягодными растениями. При этом дается изложение только по наиболее отдаленным скрещиваниям, проведенным за последние пять лет.

И. В. Мичуриным и автором получены, при применении метода «посредника», разработанного И. В. Мичуриным, плодоносящие гибриды между подродами в роде *Ribes*, из которых ряд полученных гибридных растений неизвестен в литературе. Также кратко сообщается и о получении нормально плодовитых гибридов в роде *Rubus* и в роде *Fragaria* от скрещивания разнохромосомных форм.

Перед селекционерами Советского Союза стоит актуальная задача создания новых высокоценных сортов сельскохозяйственных растений, обеспечивающих выполнение сталинского задания о повышении урожайности и переделку существующего сортимента в соответствии с требованиями социалистического растениеводства.

Создавая новые высокоценные сорта плодово-ягодных растений, И. В. Мичурин широко применял межвидовую гибридизацию. Вопрос о применении межвидовой гибридизации в селекционной работе он ставил в неразрывную связь с выбором исходных форм для селекции, с воспитанием гибридного потомства, разрешая, через скрещивание далеких видовых форм из разных географических районов, задачу решительной перестройки плодово-ягодных культур и продвижения их в новые районы. Работы И. В. Мичурина наглядно показывают, как широко применял он межвидовую гибридизацию в своих селекционных работах по всем плодово-ягодным культурам. При этом И. В. Мичурин не ставил межвидовую гибридизацию, как самоцель, а применял ее, как фактор искусственного формообразования, и разрабатывал приемы по расширению границ, используя в селекционных работах этот могучий фактор эволюционного процесса.

На путь широкого применения межвидовой гибридизации И. В. Мичурин стал уже в ранние годы своей селекционной работы и широко освещал результаты этих работ в литературе, борясь с противниками межвидовой гибридизации. Поэтому мы имеем все основания считать И. В. Мичурина основоположником широкого примене-

ния межвидовой гибридизации в селекционных работах с плодово-ягодными культурами.

И. В. Мичурин в результате своих многолетних исследований дал новое теоретическое обоснование подбора исходных форм в селекционной работе.

Признавая исключительное значение гибридизации в создании новых форм сельскохозяйственных растений, он дополнил его учением о генетической неравноценности географических рас и разновидностей, учением о влиянии среды на характер развития признаков, чем доказал возможность разработки приемов управления развитием растений. В этом отношении основным принципом мичуринских работ являлось положение о неразрывности онтогенетического и филогенетического развития организма.

Придавая исключительное значение отдаленной гибридизации как могучему фактору формообразования, И. В. Мичурин выдвинул проблему разработки приемов по преодолению нескрещиваемости далеких видов и родов и по усилению плодовитости гибридных форм от таких комбинаций. Его работы в этом направлении значительно расширяют возможности применения отдаленной гибридизации, позволяющей соединить в гибридных растениях ценные хозяйственные признаки, свойственные разным видам и родам.

В разработке этих приемов И. В. Мичурин исходил из положения о стадийном развитии растительных организмов, из возможности с помощью внешних воздействий изменить результативность процесса опыления.

Для преодоления трудностей при межвидовой гибридизации И. В. Мичурин разработал метод «посредника», т. е. метод связующего звена между намеченными исходными формами, обосновывая его тем, что промежуточная форма «посредник» в результате скрещивания более близких форм получает качественные и количественные изменения наследственного основания (в случае скрещивания разнохромосомных форм) и, как молодой несформировавшийся гибрид, он должен легче скрещиваться, чем чистые виды, особенно при первом его цветении [1]. Такой «посредник» И. В. Мичуриным и был применен в скрещивании смородины черной с крыжовником, в целях коренной переделки этого интересного ягодного растения.

Как известно, межподродовое скрещивание в роде *Ribes* до настоящего времени считалось нерентабельным, так как оно или не удавалось, или семена не прорастали, или, в лучшем случае, гибриды получались стерильными [3, 6, 7]. Полученные в 1883 г. Кульферввеллом и другими селекционерами межподродовые, а по более поздней классификации межродовые, гибриды между *R. Grossularia* L. × *R. nigrum* L. и обратно оставались стерильными. Меурман и Тишлер связывают эту стерильность с различной величиной хромосом [4].

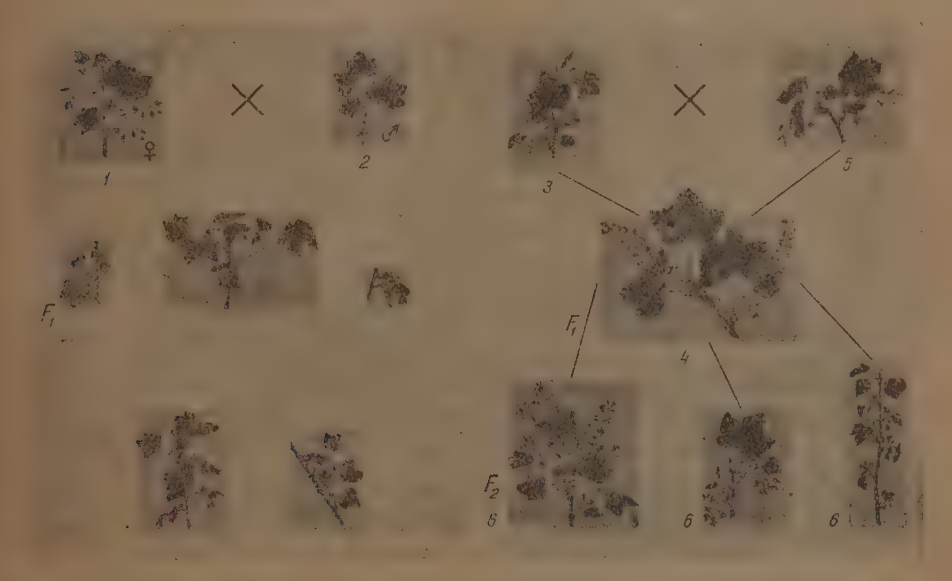
В 1936 г. в гибридной семье, полученной по указанию И. В. Мичурина, было отмечено первое плодоношение гибрида, полученного от опыления сеянца черной смородины *R. nigrum* var. *pauciflorum* Jancz. при первом его цветении смесью пыльцы крыжовника (*Grossularia reclinata*, *succirubrum* и др.). В 1937 г. было отмечено плодоношение еще нескольких сеянцев (по морфологическим признакам они напоминают описываемую нами ниже гибридную семью).

Из семян, собранных в 1936 г. с плодоносившего гибрида F_1 смородины черной, опыленной смесью пыльцы крыжовника, И. А. Тол-

мачевым выращено одно слаборастущее, сильно околюченное растение (второе поколение).

Проведенное нами опыление в 1934 г. F_2 Приморского Чемпиона (*R. nigrum* L. × *R. dikuscha* Fisch.), при первом его цветении, пыльцой крупноплодного крыжовника Зеленый Бутылочный (фиг. 1) позволило получить 98 гибридных растений. Весною 1936 г., т. е. на второй год жизни, 5 гибридных растений зацвели, но завязь осыпалась (возможно, что на осыпаемости завязи сказалась весенняя пересадка сеянцев на постоянное место).

Весною 1937 г. 64 растения из общего количества 98 гибридных сеянцев смородины черной с крыжовником на третий год их роста дали цветение, имея от 1 (3 сеянца) до 941 цветка на одном растении.



Фиг. 1. Схема получения «посредника» и применение его в отдаленной гибридизации в роде *Ribes*

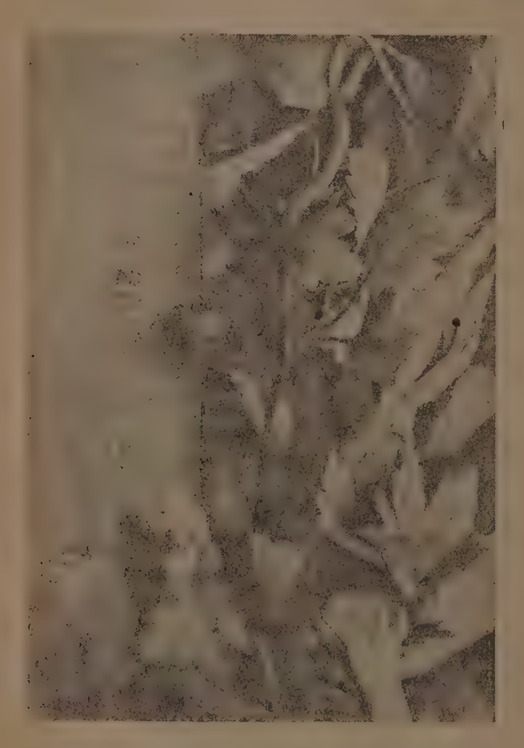
Изучение величины соцветия исходных форм и полученных гибридов показало следующее.

а) Материнское растение F_2 Приморского Чемпиона — сеянец № 18 — имеет кисть от 2 до 9 и очень редко до 11 цветов; б) отцовское растение — крыжовник Зеленый Бутылочный — очень редко имеет 2 цветка в соцветии, в основном же соцветия его одноцветковые; в) гибридные же сеянцы от этой пары родителей имеют от 1 до 5 цветов в соцветии по отдельным растениям.

В целях получения последующего поколения все цветы гибридных растений в 1937 г. были опылены смесью пыльцы[1] черной смородины и крыжовника. К моменту созревания урожая на гибридных сеянцах нормально развились и были собраны 22 ягоды (фиг. 2), большая часть которых имела нормально развитые семена, по величине и форме напоминающие семена крыжовника, и несколько ягод

[1] Смесь пыльцы черной смородины и крыжовника состоит из следующих сортов: крыжовника — Зеленый Бутылочный, Зеленый Финик, Индустрия — и смородина черная — **Восьмая Девисона и Болдуинская Черная.**

оказались бессемянными. Отдельные ягоды гибридных растений были несколько крупнее ягод черной смородины, продолговатой формы, черные, без воскового налета, другие же ягоды были равны или несколько мельче ягод черной смородины. Вкус ягоды промежуточный, напоминающий обоих родителей. Изучение других признаков гибридных растений скрещивания 1934 г. показало, что все они околючены короткими шипами, разбросанными одиночно или группами по побегу, количество которых, с возрастом сеянцев, сильно уменьшается, и листья получают промежуточную форму и величину.



Фиг. 2. Ягода первого плодоношения гибрида смородина сеянец Приморского Чемпиона × крыжовник Зеленый Бутылочный.

В 1936 г. были сделаны отметки о степени поражаемости сеянцев сферотекой (*Sphaerotheca mors uvae* Schw.) по 3-балльной системе. На основании проведенных отметок гибридные растения, по степени устойчивости к сферотеке, распределяются таким образом: иммунных 9 растений, слабо пораженных 28 растений и пораженных 61 растение, т. е. примерно на 10 растений, пораженных сферотекой, приходится 1 растение иммунное.

В 1937 г. условия для развития сферотеки были очень благоприятными, вследствие чего все гибридные растения черной смородины с крыжовником в разной степени были поражены ею. Значительное поражение было отмечено также и для черной смородины. По характеру почковых чешуек гибридные сеянцы распределяются следующим образом: а) почковые чешуйки деревянистые, аналогичные крыжовнику—18 растений; б) почковые чешуйки травянистые, аналогичные черной смородине—20 растений; в) почковые чешуйки промежуточные, т. е. часть чешуек, расположенных у оснований почки, деревянистые, а часть чешуек, расположенных выше, травянистые — 35 растений; г) растения, имеющие смешанные почки, т. е. на одном растении имеются у основания растения (ближе к земле) почковые чешуйки травянистые, аналогичные черной смородине, а в верхней части растения—деревянистые — 20 растений, и обратно, т. е. у основания растения почковые чешуйки деревянистые и в верхней части—травянистые—3 растения.

О плодоносящем гибриде между крыжовником и черной смородиной сообщает E. Markham [10], который отмечает малую ценность его для производственных насаждений. Ягоды черного цвета с восковым налетом, собранные в кисть, как у черной смородины. Вкус ягоды напоминает обоих родителей. По околюченности гибридное растение напоминает крыжовник.

Если гибриды между *Coreosma* × *Grossularia* известны с 1883 г., то межподродовые гибриды между *Ribesia* × *Coreosma* в литературе не известны, за исключением растений Lorenz[9], полученных им от обратной комбинации (*Coreosma* × *Ribesia*).

Попытки, предпринятые селекционерами, к получению межподродовых гибридных растений между *Ribesia* × *Coreosma* окончились неудачей, так как исходные формы или не скрещивались, или полученные семена не прорастали[6, 7].

Получение же межподродовых гибридов *Ribesia* × *Coreosma* представляет исключительный интерес при сочетании в гибридном растении их положительных хозяйственно-ценных качеств, как например: от красной смородины получить ее выдающуюся зимостойкость, исключительную урожайность (отмеченный наивысший урожай в 30 кг с растения), равномерные ягоды в кисти одновременного созревания, прочное прикрепление ягод в кисти при созревании их, устойчивость растений к повреждениям клещика (*Eriophes ribis* Westw) и др., от черной смородины устойчивость к антракнозу (самой серьезной болезни красной смородины), витаминность (3.75—7 г черной смородины — дневная доза, предохраняющая человека от заболевания цынгой), величину ягоды (до 1.4 см), довольно высокую сахаристость ягоды (от 6.7 до 10.7%) и особенно сока (от 10.47 до 12.88%), относительно невысокую кислотность ягод и сока (от 2.5 до 3.75%), незначительную величину семян и др. Такое растение явилось бы идеальным хозяйственно-ценным сортом.

Применение метода «посредника» в скрещиваниях красной смородины с черной, с крыжовником и обратно также дало положительные результаты.

Таким «посредником» в реципрокных скрещиваниях подрода *Ribesia* с подродом *Coreosma* и *Ribesia* с подродом *Grossularia* явилась смородина Казырган (гибрид между двумя видами ряда *Rubra* и ряда *Petraea*), полученная И. В. Мичуриным в 1916 г. Это сильнорослое растение, достигающее 180 см в высоту, имеющее в среднем 35 цветов в кисти, а отдельные кисти имеют до 43 цветов. Ягода мелкая, темнокрасная с сильно красящим, довольно стойким соком. В течение 5 лет она является самостерильным растением в силу физиологической несовместимости пыльцы с яйцеклеткой.

Проведенное нами реципрокное скрещивание красной смородины Казырган с сортами черной смородины (*R. nigrum*), а также смородины Казырган с крыжовником (*R. Grossularia*) дало чрезвычайно большой процент полезной завязи и большое количество семян в ягоде. Так, например, в 1934 г. при опылении смородины Казырган пыльцой крыжовника было получено от 23 до 32% полезной завязи с количеством семян в среднем на одну ягоду 2.3 штуки, а при опылении пыльцой черной смородины от 58 до 75% полезной завязи и в среднем от 4.3 до 9 семечек на одну ягоду. Смесь же пыльцы 4 сортов черной смородины (Любимец Кентиша, Болдуинская черная, Пайнс Ройяль и Восьмая Девисона) дала еще больший процент полезной завязи, достигающей 87. Одновременно с опылением красной смородины Казырган было проведено опыление черной смородины Болдуинская черная и сеянца Приморский Чемпион F_2 (*R. nigrum* L. × *R. dikuscha* Fisch.), при первом его цветении, пыльцой красной смородины Казырган, давшее также очень высокий процент полезной завязи (от 46 до 82%) и семян в среднем на одну ягоду от 17.6 до 51 штуки.

Таблица 1

Результаты межподродовой скрещиваемости в роде *Ribes* с 1934 по 1937 г.

Материнское растение	Отцовское растение	Год скрещивания	Опылено цветов	Собрано ягод	% к опылению	Всего собрано семян	Среднее количество семян в 1 ягоде	Выращено сеянцев	Имеется сеянцев на 1/I 1938 г.
1. Смородина Казырган	Смородина Любимец Кентиша	1934	275	208	75.63	1 697	8.16	14	14
2. » »	» Болдуинская Черная	1934	391	230	58.82	2 084	9.06	83	82
3. » »	» Пайнс Ройяль	1934	91	68	74.72	482	7.0	7	7
4. » »	» Восьмая Девисона	1934	189	143	75.66	617	4.3	31	30
5. » »	Смесь пыльцы черных смородин № 1, 2, 3, 4	1934	281	246	87.40	1 166	4.7	29	26
6. » сеянец Приморский Чемпион F_2	Смородина Казырган	1934	180	83	46.11	1 461	16.4	37	36
7. Смородина Болдуинская Черная	» »	1934	141	116	82.26	5 945	51.3	96	92
8. » Казырган	Смесь пыльцы черных смородин № 1, 2, 3, 4 (опылено без кастрации)	1934	1 592	69	9.61[1]	503	7.3	0	—
9. » »	Смородина Крандаль	1934	1 888	11	0.90[1]	17	1.55	0	—
10. » »	Сеянцы смородины Приморский Чемпион	1934	1 586	21	8.32[1]	100	4.8	4	4
11. » »	Крыжовник Американский Горный	1934	1 524	11	1.57[1]	70	6.36	0	—
12. » »	Гибридные сеянцы крыжовника (южн. сад)	1934	991	8	2.32[1]	32	4.0	0	—
13. » »	Крыжовник Американский Горный	1934	536	137	25.56	321	2.3	0	—
14. » »	» Варшавский	1934	736	235	31.92	564	2.4	0	—
15. » »	» Зеленый Бутылочный	1934	711	169	23.76	386	2.3	0	—
16. » »	Смесь пыльцы крыжовников (Варшавский, Американский, Горный, Индустрия, Перл, Ранний Гойпенга, Черный Негус, Штамбовый, Томсона № 1)	1936	1 865	27	1.45	63	2.33	1	1
17. » »	Смородина Пайнс Ройяль	1936	622	16	2.41	53	3.53	8	5
18. » »	» Крандаль	1936	549	0	—	—	—	—	—
19. » Слава Саблона	» Пайнс Ройяль	1936	96	2	2.08	5	2.5	1	0
20. » Пайнс Ройяль	» Слава Саблона	1936	83	9	10.84	94	10.4	0	—
21. » Казырган	» Восьмая Девисона	1937	19 510	1 967	11.38[1]	11 021	5.60	—	—
22. » »	Крыжовник Зеленый Финик[2]	1937	14 260	1 101	9.29[1]	5 662	5.14	—	—
23. Крыжовник № 2	Красная смородина Казырган	1932	174	12	6.7	12	1.0	—	—

[1] Высчитано по второй ревизии.

[2] Гибридные семена, собранные в 1937 г. от опыления красной смородины Казырган пыльцой крыжовника Зеленый Финик, в настоящее время начали уже прорастать, что должно обеспечить получение большого количества гибридных растений.

Также проведено скрещивание и собраны нормально развитые семена между красной смородиной Казырган и смородиной сеянец Крандаля Мичурина (*Ribes odoratum* Wendl., табл. 1).

Проведенные скрещивания в 1936—1937 гг. дали значительно меньший процент созревших ягод, чем в 1934 г., а со смородиной сеянец Крандаля не получено даже завязи (табл. 1).

Несмотря на значительный процент полезной завязи красной смородины Казырган при опылении ее пыльцою смородины сеянец Крандаля Мичурина всходов пока не получено.

Незначительный процент всходов к количеству посеянных семян, полученных от реципрокных скрещиваний красной смородины Казырган с черной смородиной и крыжовником, нужно отнести, главным образом, за счет незнания оптимальных условий прорастания семян, а не за счет неспособности их к прорастанию.

Так, семена, полученные от свободного опыления и стратифицированные общепринятым приемом при отрицательной температуре в 1933/1934 г. всходов не образовали, в посеве 1934/1935 г. всходов получено незначительное количество, а в 1935/1936 г. при стратификации семян при положительной температуре (не ниже 0°) был получен исключительно высокий процент прорастания семян.

В результате применения метода «посредника» нами получено значительное количество гибридных сеянцев, которые распределяются следующим образом по подродам.

Ribesia × *Coreosma* . . .	168	растений
Coreosma × *Ribesia* . . .	128	»
Coreosma × *Grossularia* .	1 332	»
Grossularia × *Coreosma* .	3	»
Ribesia × *Grossularia* . .	1	»
Итого . .	1 632	растения

Таким образом, на основе полученных результатов по гибридизации в роде *Ribes* между разными подродами мы должны внести существенные изменения в установившиеся взгляды о нецелесообразности подобных скрещиваний и значительно изменить приведенную таблицу скрещиваемости *Ribes* и *Grossularia*, изобразив ее в следующем виде (схематич.).

Таблица 2

Скрещиваемость в роде *Ribes* и *Grossularia*

♀ \ ♂	*Ribesia*	*Coreosma*	*Grossularia*
1. *Ribesia*	×	+	+
. *Coreosma*	+	×	×
3. *Grossularia*	↑	×	×

Условные обозначения:
× — скрещивание удается, потомство плодовито;
↑ — семена образуются, но не прорастают;
+ — растения получены, плодовитость неизвестна (еще не цвели)

Изучение наследования отдельных признаков у однолетних гибридных растений при реципрокном скрещивании *Ribesia* × *Coreosma* показало следующее:

1) конфигурация листа для всех гибридных сеянцев приближается к конфигурации листа черной смородины (фиг. 3);

2) отклоненность почек от побегов и

3) травянистость почечных чешуек для всех гибридных сеянцев приближается к отклоненности почек и травянистости чешуек черной смородины.

Следовательно перечисленные признаки у однолетних сеянцев являются доминирующими признаками черной смородины.

Во всех гибридных сеянцах оказалось отсутствие специфического запаха, характерного для черной смородины в листьях, почках и побегах. Следовательно, данный признак является рецессивным.

Фиг. 3. Листья исходных форм смородины и у полученного гибрида. Верхний ряд (слева направо): красная смородина Казырган, **Восьмая Девисона и внизу F_1. Листья взяты с средней части однолетнего прироста.**

Интересно отметить поведение сеянцев в отношении степени устойчивости их к сферотеке в 1937 г. Известно, что в годы, наиболее благоприятные для развития сферотеки, отмечается поражение ею не только крыжовника, но и растений черной смородины. Красная же смородина считается совершенно устойчивой против поражения ее сферотекой. Благоприятные условия для развития сферотеки в 1937 г. вызвали поражение не только крыжовника, гибридов черной смородины с крыжовником, черной смородины, но даже и гибридов красной смородины с черной смородиной.

Отдаленная гибридизация в роде *Rubus* дала нам интересные хозяйственно-ценные формы растений.

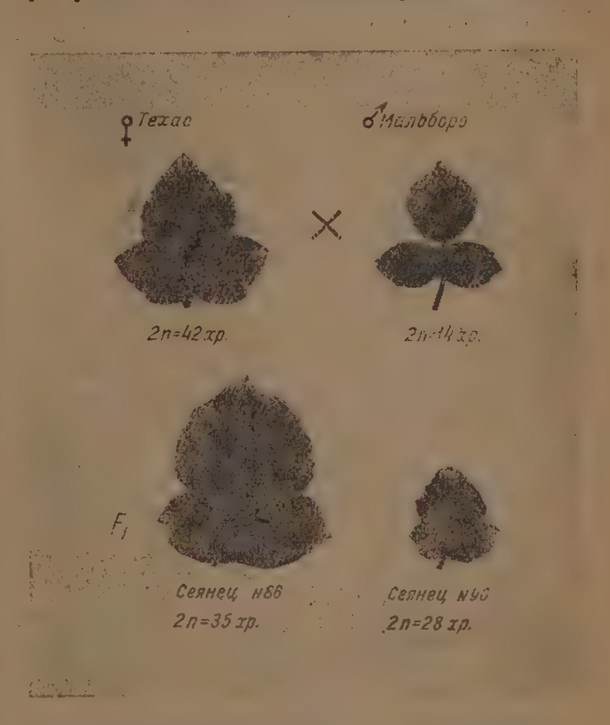
На основании имеющихся литературных данных известно, что скрещивания обычно хорошо идут внутри подродов, но не между подродами, причем лучший результат получается при скрещивании равно-, а не разнохромосомных видов [6, 7], поэтому применение метода «посредника» в этих скрещиваниях имеет исключительное значение.

Широкое применение метод «посредника» в селекционной работе с родом *Rubus* получил на Нью-иоркской сельскохозяйственной опыт-

ной станции [8]. В скрещиваниях с разнохромосомными формами малины (относящимися к подродам *Idaeobatus, Eubatus, Anoplobatus*) с успехом было использовано в качестве «посредника» *Mahdi* (2n = 21), полученное от скрещивания малины с ежевикой.

Не останавливаясь на полученных положительных результатах в скрещиваниях внутри подрода *Rubus*, на значении «посредника» в наших скрещиваниях и др., укажем лишь на некоторые наиболее отдаленные скрещивания разнохромосомных форм двух подродов *Idaeobatus* и *Eubatus*.

Проведенные нами реципрокные скрещивания гексаплоидной малины Техас Мичурина (отборный сеянец *Loganberry*) с диплоидной малиной (*R. idaeus*) дало высокий процент полезной завязи, и в результате скрещивания получено несколько плодовитых гибридов. Так, скрещивание ♀ малины Техас (2n = 42) × ♂ Мальборо (2n = 14) дало одно плодовитое растение (2n = 35), получившееся в результате слияния гаплоидной гаметы малины Техас с нередуцированной гаметой малины Мальборо (фиг. 4). В другой комбинации — ♀ малины Усанка (2 n = 14) × ♂ малина Техас получен нормально плодоносящий гибрид, имеющий в соматических клетках 28 хромосом.



Фиг. 4. Листья исходных форм малины и полученных гибридов. Техас 2n = 42 хр., Мальборо 2n = 14 хр. и гибридов 2n = 35 хр. 2n = 28 хр. Листья взяты с средней части однолетнего побега

Наиболее интересные результаты получены в комбинации, где триплоидная малина Ореховка (*R. idaeus* 2 n = 21 хромосома) опылена пыльцою гексаплоидной формы ежевики Изобильной (*R. ursinus* 2 n = 42). Вследствие отсутствия редукционного деления триплоидной формы малины Ореховки в настоящей семье получено 7 плодовитых сеянцев, один из которых имеет очень высокую плодовитость и нормальное развитие ягод. Все гибридные сеянцы этих комбинаций имеют ягоду, снимающуюся с цветоложа так же, как и у малины.

В роде *Fragaria* [1], по данным многих исследователей, межвидовые скрещивания, как правило, хорошо удаются между равнохромосомными видами; виды с разными числами хромосом или не скрещиваются, например, *Fr. elatior* × *Fr. vesca*, или дают стерильное потомство, как, например, *Fr. grandiflora* × *Fr. collina*.

[1] По землянике работы проводятся И. Н. Шашкиным.

Еще в 1907 г. И. В. Мичурин получил плодовитый гибрид между *F. collina* × *F. grandiflora* (²), который многими исследователями считается матероклинным растением. Так, например, проф. М. А. Розанова пишет, что «согласно всем экспериментальным данным, гибрид между разнохромосомными видами, каковыми являются *F. collina* и культурные сорта, всегда стерилен, и можно с уверенностью сказать, что гибрид Мичурина является в действительности потомком лишь лесной клубники» (⁵).

В последние годы по заданию И. В. Мичурина производилась дальнейшая гибридизационная работа в этом направлении.

От скрещивания в 1932—1933 гг. *F. grandiflora* × *F. collina*. наряду с растениями материнского типа (получающимися в результате апогамии и партеногенеза), были получены истинные гибриды, из которых 2 сеянца ($2n = 35$ хромосом) имеют пониженную плодовитость. Одно растение плодоносит уже 3 года, второе растение долгое время задерживалось в развитии и в 1937 г. дало плоды.

От скрещивания в 1934 г. *F. elatior* × *F. vesca* получено 24 сеянца промежуточного типа, из которых на второй год их роста цвело 14 сеянцев, но плодоносил только один сеянец, а на третий год их роста из 18 цветущих сеянцев 6 растений имели нормальное плодоношение.

Таким образом, полученные экспериментальные данные подтверждают вероятность гибридного происхождения улучшенной лесной клубники, полученной И. В. Мичуриным.

Проведенное цитологическое изучение нормально плодовитых и стерильных гибридов в количестве 8 растений показало вероятное слияние нормальной гаметы ♀ *F. elatior* с нередуцированной гаметой ♂ *F. vesca*, в результате чего все 8 сеянцев имеют $2n = 35$ хромосом.

Отдаленная гибридизация с широким использованием методов И. В. Мичурина по облегчению скрещивания, подбору исходных форм и воспитанию гибридного потомства дает возможность положительно разрешать селекционные задачи.

Результаты наших работ наглядно показывают, насколько большое значение при отдаленных скрещиваниях имеет метод «посредника».

Выводы

Отдаленная гибридизация таит в себе широкие возможности формообразовательных процессов и позволяет соединить в одном растении хозяйственно-ценные признаки, рассеянные в разных видах и родах.

Но на пути применения отдаленной гибридизации в работах исследователей встречается много трудностей, основными из которых являются:

а) нескрещиваемость или трудная скрещиваемость исходных пар; б) гибель гибридов на ранней стадии развития или в стадии зародышей; в) стерильность или почти полная стерильность получаемых гибридов.

Для преодоления указанных выше препятствий И. В. Мичурин разработал метод «посредника» (связующего звена).

И. В. Мичуриным, а позднее и автором, получены слабоплодовитые гибриды в скрещивании (*R. nigrum* × *Grossularia*, фиг. 2) при

применении метода «посредника» (фиг. 1). В 1937 г. И. А. Толмачевым выращено второе поколение (1 растение) от плодоносившего гибрида И. В. Мичурина в 1936 г.

О плодовитом гибриде, полученном от скрещивания *Grossularia* × *R. nigrum*, сообщает Markham [10].

При применении метода «посредника» в скрещивании в 1934 г. красной смородины Казырган (гибрид ряда *Rubra* и *Petraea*) с черной смородиной, автором получено 168 растений (фиг. 3); черной смородины с красной смородиной Казырган получено 128 растений и от скрещивания красной смородины Казырган с крыжовником получено 1 растение.

Также было проведено скрещивание при применении метода «посредника» между красной смородиной Казырган с сеянцем Крандаля Мичурина (*Ribes odoratum* Wendl.) и крыжовника с красной смородиной Казырган, но семена, полученные от этих скрещиваний, не взошли.

От скрещивания двух подродов рода *Rubus* (*Idaeobatus* и *Eubatus*) автором получены нормально плодовитые гибриды, с крупною ягодою, снимающейся с цветоложа так же, как и у малины, в следующих комбинациях:

а) малина Техас Мичурина ($2n = 42$) × малина Мальборо ($2n = 14$). Гибридное растение ($2n = 35$) имеет мощные листья (фиг. 4), средней силы рост и невысокую зимостойкость; б) малина Усанка ($2n = 14$) × малина Техас ($2n = 42$). Гибридное растение ($2n = 28$) сильнорослое и среднезимостойкое; в) малина Ореховка ($2n = 21$) × ежевика Изобильная ($2n = 42$). Гибридное растение (приблизительно $2n = 42$) имеет сильное проявление ряда хозяйственно-ценных признаков ежевики Изобильной.

И. В. Мичуриным в 1907 г. был получен плодовитый гибрид между *F. collina* × *F. grandiflora*.

От скрещивания в 1932—1934 гг. между *F. grandiflora* × *F. collina* и *F. elatior* × *F. vesca* И. Н. Шашкиным получено несколько плодоносящих гибридных сеянцев. Цитологическое исследование гибридов показало, что они имеют $2n = 35$.

После подачи настоящей статьи нами получено одно растение из семян F_1 (F_2 смор. Приморского Чемпиона × крыж. Зеленый Бутылочный), опыленного смесью пыльцы смородины черной и крыжовника в 1937 г. Сеянец имеет шесть настоящих листочков и полное отсутствие шипов, на основании чего мы можем предполагать, что отцовским растением данного сеянца является черная смородина.

Данный сеянец значительно отличается по ряду признаков от сеянца, выращенного И. А. Толмачевым в 1937 г.

ЦГЛ им. И. В. Мичурина.
Мичуринск, Тамбовской области.

Поступило.
15.III.1938

ЛИТЕРАТУРА

1 Мичурин И. В., Итоги шестидесятилетних работ, ОГИЗ, 1936.
2 Мичурин И. В., Улучшенная лесная клубника, Вест. садов., плодов и огород., № 11, 1908.
3 Петров Д. Ф. и Тукан Е. А., Цитологические данные о гибридах черной смородины с крыжовником. Селекция плодово-ягодных растений, ВАСХНИЛ, 1937.

[4] Павлова Н. М., Сводка цитологогенетических данных по роду *Ribes* L. Труды по прикл. ботан., генет. и селекц., том XXV, 1930—1931.
[5] Розанова М. А., Достижения и задачи научного исследования сортового состава ягодных культур, Труды по прикл. ботан., генет. и селекц., серия VIII, № 1, 1932.
[6] Розанова М. А., Ягодоведение и ягодоводство, ОГИЗ, 1937.
[7] Розанова М. А., Селекция ягодных культур, Теоретические основы селекции, т. III, 1937.
[8] Darrow G. M., Blackberry and raspberry improvement, Yearbook of agriculture, 1937.
[9] Lorenz P., Kreuzungsmöglichkeit in der Gattung *Ribes*, Der Züchter, H. 2, 1929.
[10] Markham E., Raspberries and Kindred Fruits, London, 1936.

A. J. KUZMIN. SOME RESULTS OF INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN *RIBES*, *RUBUS* and *FRAGARIA*

SUMMARY

The present paper gives in brief the results of the experimental work of the Michurin Central Genetic Laboratory of Fruits and Berries in the field of interspecific hybridization of berries. By the «connecting link» method elaborated by I. V. Michurin this Laboratory has obtained hybrid forms, some of which were never before obtained by berry breeders. The paper presents concrete data regarding these hybrids and their cytogenetic analysis.

In addition to setting forth the main achievements of the Michurin Central Genetic Laboratory in the field of interspecific hybridization of berries, the writer stresses the exceptional significance of the «connecting link» method, which makes possible to expand breeding work with the aim of a radical transformation of plants so as to create new, economically valuable varieties.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

Г. Д. КАРПЕЧЕНКО

СКРЕЩИВАЕМОСТЬ ВИДОВ И УДВОЕНИЕ ХРОМОСОМНОГО НАБОРА

Тезисы

1. Удвоение хромосомного набора имеет значение для отдаленной гибридизации не только как метод нейтрализации несовместимости родительских наборов у гибридов, но и как метод преодоления нескрещиваемости видов, ибо тетраплоидные формы скрещиваются с такими видами, с какими диплоидные не скрещиваются, как и амфидиплоиды легко гибридизируются с такими видами, с какими их родители не гибридизируют или скрещиваются с трудом.

2. До настоящего времени удалось установить, что в основе увеличения скрещиваемости при удвоении набора хромосом может лежать: а) возникшее «соответствие» по хромосомной структуре скрещивающихся форм (например, гибрид *Triticum dicoccum* × *Aegilops ventricosa* по удвоении хромосом *dicoccum* делается «соответственным» по хромосомному составу мягкой пшенице и поэтому легко дает с ней плодовитые гибриды); б) иная функциональность диплоидных пыльцевых зерен, образующихся у тетраплоидов, вследствие, возможно, совмещения ими антагонистических генов S_1 S_2 S_3, определяющих прорастаемость пыльцевых трубок [например, капуста (2 n = 18) по удвоении числа хромосом начинает легко скрещиваться в качестве отцовского растения с отдельными экземплярами *Brassica chinensis* (2 n = 20) и *B. carinata* (2 n = 36)], прекращение по удвоении хромосомного набора элиминации хромосом в гибридных зародышах (например, у гибрида диплоидной капусты с *Raphanobrassica* элиминируются хромосомы *Raphanus*, у гибрида же тетраплоидной капусты с *Raphanobrassica* не элиминируются).

3. Гибридизация тетраплоида с каким-нибудь видом дает «дигаплоидный» гибрид, который по удвоении у него числа хромосом становится «тетрадиплоидом». Подобные тетрадиплоиды, если геномы родителей достаточно далеки, могут быть вполне плодовитыми и в значительной мере константными. Они представляют собою растения иной промежуточности, по сравнению с амфидиплоидами, а именно — более близки к родителю, от которого имеют четыре гаплоидных набора. При гибридизации тетрадиплоида с родителем, от которого они имеют два набора хромосом, получается амфидиплоид; таким путем возможно получение амфидиплои-

дов между видами, которые обычно не скрещиваются; например. так были получены амфидиплоиды *B. chinensis* × *B. oleracea*.

4. Удвоение хромосомного комплекса у растений достигается в настоящее время сравнительно легко или путем регенерации побегов с места ранения, или путем воздействия высокой температурой на первые деления зиготы. Благодаря уточнению этих методов в Лаборатории генетики ВИР получены десятки тетраплоидов и амфидиплоидов у растений самого разного типа: различных томатов, крестоцветных, герани, ячменя, льна. Некоторые из этих форм уже сами по себе, вне пользования для гибридизации, представляют большой интерес.

Например, тетраплоидные ячмени, полученные у сортов Винер и *nutans europeum* 353, являются растениями с толстой соломой, широкими листьями и крупными колосьями, содержащими у отдельных экземпляров почти полное число крупных зерен. Вес тысячи зерен диплоидного ячменя Винер — 54.5 г, тетраплоидного — 67 г. Хотя в мейозисе тетраплоидных ячменей встречаются квадри- и триваленты, потомство их в основном также тетраплоидное. Возможно, что скрещивание различных тетраплоидных ячменей между собою, создавая известную «генетическую амфидиплоидность» их, уменьшит их череззерницу; возможно, что этого удастся достигнуть и отбором.

Лаборатория генетики
Всесоюзного института растениеводства.
г. Пушкин.

Поступило
15. III. 1938.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles | Отделение математических и естественных наук

Ф. М. МАУЕР

О ПРОИСХОЖДЕНИИ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

ТРЕХВИДОДОЙ ВЫСОКОПЛОДОВИТЫЙ ГИБРИД (*G. BARBADENSE* L. × *G. THURBERI* Tod) × *G. ARBOREUT* L.

В свете современных знаний разбирается вопрос о происхождении видов культурного хлопчатника. Были поставлены опыты по синтезу аллополиплоидных сбалансированных межвидовых гибридов с 52 хромосомами, аналогичных видам *G. barbadense* и *G. hirsutum*. Получен тригеномный высокоплодовитый гибрид (*G. barbadense* × *G. Thurberi*) × × *G. arboreum*. Факт этот проливает новый свет на вопрос о происхождении тетраплоидных видов *Gossypium*. Высказывается предположение о происхождении вида *G. barbadense* L. от скрещивания двух диплоидных видов, близко родственных современным видам *G. Thurberi* Tod. и *G. arboreum* L.

Аллополиплоидные сбалансированные формы *Gossypium* имеют как теоретический интерес, так и большое практическое значение для селекции хлопчатника.

За последнее десятилетие ряду исследователей удалось посредством межвидовой гибридизации синтезировать аллополиплоидные формы, очень сходные по всем признакам с существующими видами растений. В некоторых случаях исследователям как бы удается воспроизвести процессы, в результате которых в более или менее отдаленном прошлом возникли существующие в природе аллополиплоидные виды. Наиболее известны и демонстративны следующие случаи получения подобных «искусственных» аналогов существующих видов.

1. Клаусен (Clausen R.) ([11] и [12]) высказал предположение, что *Nicotiana tabacum* ($2n = 48$) происходит от скрещивания диплоидных форм, близких современным видам *N. sylvestris* ($2n = 24$) и *N. tomentosa* или *N. Rusbyi* (= *tomentosiformis*) ($2n = 24$). Костов (Kostoff) ([3, 4, 25, 26, 27]), Бригер (Brieger) ([10]) и С. Эгиз ([9]) блестяще подтвердили это предположение экспериментально. А именно, д-р Костов ([27]), скрещивая *N. tabacum* × (*sylvestris* × *Rusbyi*), получил тригеномный высокоплодовитый гибрид, все хромосомы которого хорошо конъюгируют и дают 24 бивалента. Морфологически гибрид этот существенно не отличается от обычных форм *N. tabacum*, с которыми он легко скрещивается и дает вполне плодовитое потомство.

Подобные же формы были получены Бригером ([10]) от скрещивания (*N. tabacum* × *Rusbyi*) × *N. sylvestris* и Эгизом ([9]) от скрещивания (*N. tabacum* × *N. sylvestris*) × *N. tomentosa*. Разрабатывая

этот вопрос дальше, Костов [3, 4] получил несколько амфидиплоидов (*N. sylvestris* × *N. Rusbyi*), которые оказались высокоплодовитыми, константными и морфологически неотличимыми от *N. tabacum*, с которым они дают плодовитое потомство.

2. Грегор и Сенсом (Gregor and Sansome) [18, 19], скрещивая английскую расу тимофеевки *Phleum pratense* L. ($2n = 14$) с альпийской *Ph. alpinum* L. ($2n = 28$), получили в F_2 четыре гексаплоидных растения ($2n = 42$). Растения эти оказались высокоплодовитыми. Они легко скрещиваются с американской тимофеевкой, имеющей также $2n = 42$, в то время как английская диплоидная раса с американской не скрещивается.

3. Гериберт-Нильсон (Heribert-Nilsson) [23] во втором поколении гибрида *Salix viminalis* × *S. caprea* получил форму, морфологически неотличимую от существующей в природе *S. cinerea*. Последний вид по числу хромосом является тетраплоидным, тогда как первые два диплоидные.

4. Мюнтцинг (Müntzing) [30, 31] обнаружил в F_2 от скрещивания *Galeopsis pubescens* ($2n = 16$) × *G. speciosa* ($2n = 16$) триплоидное растение. Скрещивая последнее на *G. speciosa*, он получил амфидиплоид, неотличимый от тетраплоидного вида *G. Tetrahit* ($2n = 32$). Этот искусственный «*Tetrahit*», как назвал его автор, свободно скрещивается с естественным и дает фертильное потомство.

5. Исключительный интерес представляет подобная же работа Рыбина [5, 6] с видами *Prunus*. Скрещивая алычу с терном, *P. divaricata* ($2n = 16$) × *P. spinosa* ($2n = 32$), автор получил в F_1, среди прочих гибридных растений, одно гексаплоидное ($2n = 48$). Морфологически гексаплоид этот очень напоминает сеянцы культурных слив и отличается от родительских форм более крупными листьями и большей мощностью развития. Культурные сливы *P. domestica* и *P. insititia* также являются гексаплоидами, имея $2n = 48$. Таким образом в этом случае так же, как и в некоторых вышеперечисленных, экспериментально был воспроизведен процесс, вероятно неоднократно имевший место в природе и обусловивший происхождение очень полиморфных видов культурных слив, в образовании которых, по мнению автора и других исследователей, могли участвовать, кроме вышеупомянутых, также и другие виды *Prunus*.

6. Довольно сложные соотношения между видами *Aegilops* были вскрыты О. Н. Сорокиной [8] и Сеняниновой-Корчагиной [7]. Скрещивая 14-хромосомные виды *Ae. caudata* × *Ae. umbellatula*, Сорокина [8] получила стерильное F_1, морфологически неотличимое от 28-хромосомного вида *Ae. triuncialis*.

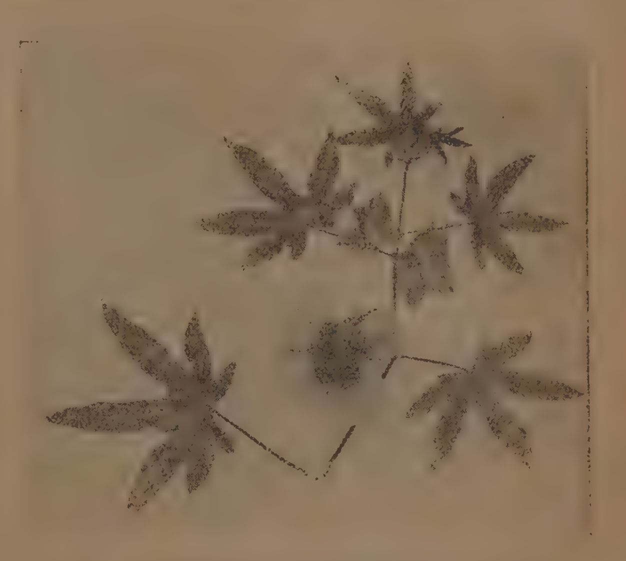
По кариотипу же последний вид сходен с гибридом лишь в половине, соответствующей кариотипу набора *Ae. umbellatula*, тогда как другая половина хромосом *Ae. triuncialis* морфологически резко отличается от набора второго вида *Ae. caudata*.

С другой стороны, упомянутый гибрид F_1 имеет кариотип, очень сходный с кариотипом *Ae. triuncialis* ssp. *persica*. Морфологически и кариотипически последняя форма настолько резко отличается от обычного *Ae. triuncialis*, что Сенянинова-Корчагина предлагает даже выделить ее в самостоятельный вид. Таким образом, ожидавшееся в данном случае, на основании морфологических данных, родство гибрида с существующим видом *Ae. triuncialis* кариотипически подтвердилось как будто бы лишь на половину и, наоборот, кариотипическое сходство гибрида с ssp. *persica* не сопровождается

морфологическим сходством между этими формами. Этот случай является примером того, какие сложные взаимоотношения могут существовать в «полиплоидных» видовых рядах. Не всегда они могут быть так же легко распутаны, как в случаях с тимофеевками или *Galeopsis*.

Все эти факты, а также получение многих десятков экспериментальных «видов» или константно-промежуточных высокоплодовитых аллополиплоидных межвидовых гибридов среди самых различных семейств и родов растений с достаточной убедительностью свидетельствуют о большом эволюционном значении отдаленной гибридизации. В настоящее время считается вполне доказанным тот факт, что большинство так называемых «полиплоидных рядов» близкородственных видов растений обязано своим возникновением именно этим процессам отдаленной гибридизации с последующим умножением хромосомных наборов у первичных, вторичных и более сложных гибридов.

Род *Gossypium* характеризуется наличием всего двух групп видов по числу хромосом: первая группа «диплоидных» видов, с гаплоидным хромосомным числом n = 13, более многочисленная. В нее входит около 25 разнообразных видов, расселенных по всем основным частям света. В эту группу входят, кроме совершенно диких видов, два вида культурного хлопчатника Старого Света, а именно: *G. herbaceum* L. и *G. arboreum* L. (фиг. 1).



Фиг. 1. Индийский культурный хлопчатник *G. arboreum* L. (2n = 26)

Fig. 1. Indian cultivated cotton *G. arboreum* L. (2n = 26)

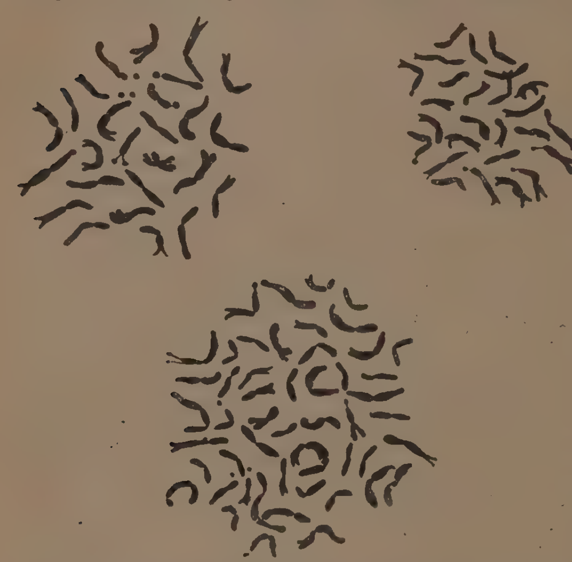
Вторая группа «тетраплоидных» видов n = 26 значительно менее богата видами, и виды эти менее разнообразны. В эту группу входят всего четыре близко родственных вида, а именно: два вида культурного хлопчатника Нового Света — *G. barbadense* L. и *G. hirsutum* L. и два диких вида *G. tomentosum* Nutt. с Гавайских островов и *G. mustelinum* Miers. из Южной Америки.

Последний вид очень плохо изучен и отнесен нами в эту группу лишь на основании морфологического знакомства по гербарным образцам. Вид этот, вероятно, является самостоятельным и хорошо обособленным от остальных трех тетраплоидных видов. Хотя эта группа и приурочена в основном к Новому Свету, т. е. к американскому континенту, но называть ее Новосветской, как это иногда делается, было бы не совсем правильно, так как один из видов этой группы является эндемичным обитателем Гавайских островов.

Поэтому для удобства и краткости первую группу можно назвать

просто диплоидной группой и вторую, филетически более молодую, «тетраплоидной», хотя виды, в нее входящие, являются, конечно, не аутополиплоидами, а аллополиплоидами. До сравнительно недавнего времени в вопросах происхождения видов *Gossypium*, их родственных взаимоотношений и даже систематической принадлежности царила большая путаница.

Лишь благодаря интенсивной исследовательской работе по генетике и цитологии *Gossypium*, проведенной за последние годы как за границей д-ром Харландом (Harland) ([20, 21, 22] и др.), д-ром Сковстедом (Skovsted) ([32, 33, 34, 35, 36] и др.), Уэббером (Webber J.) ([37, 38] и др.), так и у нас в Союзе нашими хлопковыми институтами (см. работы Канаша, Эмме, Михайловой, Раджабли и других авторов), картина филогении рода *Gossypium* стала проясняться.



Фиг. 2. Соматические хромосомы трех видов *Gossypium:* 1. *G. arboreum* L. 2n = 26 (крупные хромосомы). 2. *G. Thurberi* Tod. 2n = 26 (мелкие хромосомы). 3. *G. barbadense* L. 2n = 52 (26 крупных + 26 мелких хромосом)

Fig. 2. Somatic chromosomes of the three species: *1. G. arboreum* L. 2n = 26 (large chromosomes); 2. *G. Thurberi* Tod. 2n = 26 (small chromosomes); 3. *G. barbadense* L. 2n = 52 (26 large + 26 small chromosomes)

С тех пор, как Денгэм (Denham) ([15]) и Николаева ([1]) установили, что виды культурного хлопчатника Нового Света имеют 2n = 52, а виды Старого Света вдвое меньше, т. е. 2n = 26, стало общепринятым мнение, что виды Нового Света являются полиплоидами и происходят или от простого удвоения хромосом у каких-то диплоидных видов или же через посредство отдаленной гибридизации и удвоения хромосом у гибридов (фиг. 2).

Исследуя мейозис, Денгэм ([15]) нашел, что у хлопчатников Нового Света имеются две заметно более крупные хромосомы, тогда как у хлопчатников Старого Света подобная же крупная хромосома также имеется, но она одна.

Это наблюдение наводило на мысль, что в данном случае имеется случай может быть простой аутополиплоидии. Это наблюдение Денгэма в последующем не подтвердилось. На основании данных Денгэма Лоуренс (Lawrence) ([28]) приходит к заключению, что 13-хромосомные хлопчатники также являются видоизмененными или вторичными полиплоидами, так как у них наблюдаются вторичные ассоциации хромосом в пары. Дальнейшие исследования Дэви (Davie) ([13]) и Сковстеда (Skovsted) ([32, 36]) показали, что 13-хромосомные виды являются, возможно, очень древними видоизмененными полиплоидами. Исходное основное хромосомное число для рода *Gossypium*, повидимому, было 6 или 7.

При удвоении основного числа 6, увеличение числа хромосом

с 12 до 13 могло произойти, как думает Сковстед ([36]), благодаря тому, что 5 хромосом из шести удвоились, а шестая утроилась. Дэви ([13]) делает другое предположение, что основным числом было 7, а после его удвоения у 28-хромосомного полиплоида произошло слияние двух пар хромосом, в результате чего и получилось число $2n = 26$.

Образование этих первичных полиплоидов происходило, несомненно, в очень отдаленные геологические эпохи. В процессе длительной эволюции и генетических изменений 13-хромосомные виды в значительной мере утеряли свою полиплоидную природу. Хромосомы первичных наборов почти потеряли способность взаимно конъюгировать, так как аутосиндез их выражен очень слабо или отсутствует вовсе, и по своей генной структуре настолько видоизменились, что могут считаться почти не гомологичными. В современном своем состоянии 13-хромосомные виды *Gossypium* являются нормальными диплоидами.

Интереснейшим вопросом филогении рода *Gossypium* является вопрос о происхождении филогенетически более «молодых» аллотетраплоидных или видоизмененных октоплоидных видов и, в том числе, экономически наиболее важных хлопчатников Нового Света *G. hirsutum* L. и *G. barbadense* L. В вопросе о том, насколько древни эти виды, существуют явно неверные представления, проникшие в печать. Так, например, Гейтс (Gates) ([16, 17]) предполагает даже, что виды эти могли произойти после открытия Америки Колумбом, т. е. после 1492 г. Автор совершенно упускает из вида, что Америка ведет культуру своих видов хлопчатника с древнейших времен, может быть за несколько тысячелетий до ее открытия европейцами. Забывает он также о существовании совершенно диких тетраплоидных форм — эндемических обитателей тихоокеанских островов *G. tomentosum* Nutt. на Гавайских островах и *G. Darvinii* Watt на Галапагосских островах. Мы не включаем в число тихоокеанских видов *G. taitense* Parl., так как считаем, что эта форма перенесена на Таити из Америки. Нет никакого сомнения, что тетраплоидные виды, хотя и более «молоды», чем диплоидные, но также имеют за собой очень древнюю историю, охватывающую геологические периоды, может быть даже не сравнимые по длительности с длительностью истории человеческой культуры.

Другими словами, возникновение тетраплоидных видов происходило, вероятно, задолго до введения их в культуру, о чем свидетельствует наличие в природе до настоящего времени совершенно диких примитивных форм, несомненно относящихся к видам *G. hirsutum* и *G. barbadense*, например, такие, как *G. taitense* Parl., *G. oligospermum* Macf., *G. mexicanum* Tod., *G. Darvinii* Watt. и др.

Давно отброшена как несостоятельная мысль о том, что «тетраплоидные» виды являются аутополиплоидами, и все исследователи согласны в том, что это аллополиплоиды.

Зато в вопросах о том, какие виды были родоначальниками этих полиплоидов, сколько было этих видов, когда и где возникли полиплоиды, и является ли происхождение всей группы тетраплоидных видов монофилетическим или полифилетическим,— ясности пока нет.

Некоторые авторы, писавшие по этому поводу, склонны к упрощению проблемы, отождествляя эти родоначальные виды с ныне существующими. Другие ищут эти виды среди таких, которые генети-

чески слишком далеки от тетраплоидных видов или же слишком родственны между собой.

Так, Дэви (Davie) ([14]) говорит, что этими видами могли быть *G. Harknessii, G. armourianum, G. Davidsonii* или *G. Klotzschianum*. Как правильно отметил Сковстед ([34, 36]), предположение это не оправдывается ни цитологическими, ни генетическими данными, так как два первых вида и два последних так близки между собой, что дают при скрещивании высокоплодовитое потомство, а гибриды от скрещивания *G. Davidsonii* с *G. hirsutum* и с *G. barbadense* нежизнеспособны.

Фиг. 3. Египетский хлопчатник *G. barbadense* L. (2n = 52)

Fig. 3. Egyptian cotton, *G. barbadense* L. (2n = 52)

Наиболее обоснованной гипотезой о происхождении тетраплоидных видов является гипотеза Сковстеда ([33, 36]). Примерно такого же взгляда придерживается и Уэббер (Webber) ([38]). Сковстед недостаточно конкретизирует вопрос. Он рассматривает группу тетраплоидных видов, как нечто целое. Так же он обобщает вопрос с группами мелкохромосомных диплоидных видов Нового Света и крупнохромосомных видов Старого Света. Такая постановка вопроса является лишь первым приближением к разрешению проблемы.

Изучение генетической природы объединяемых в эти группы видов обнаруживает глубокие различия существующие между видами одной и той же группы. Так, например, тетраплоидные виды морфологически очень существенно отличаются друг от друга буквально по всем признакам (фиг. 3).

Скрещивания видов *G. barbadense, G. hirsutum* и *G. tomentosum* между собой дают картину такой значительной генетической отдаленности их друг от друга, что нам кажется допустимым сделать предположение о полифилетическом происхождении этой группы. Весьма вероятно, что эти виды происходят от разных пар исходных диплоидных видов, хотя и родственных до известной степени между собою. Возможно также, что и время и место их появления различны. На это между прочим указывает и географическая разобщенность первичных ареалов этих видов: *G. hirsutum* — Средняя Америка, *G. barbadense* — тихоокеанское побережье Южной Америки, *G. tomentosum* — Гавайский архипелаг.

Скрещивания *G. barbadense* и *G. hirsutum* с некоторыми диплоидными видами также дают глубоко различные результаты. Так, гиб-

риды *G. barbadense* с *G. Thurberi* и с *G. aridum* являются мощными здоровыми растениями, а гибриды *G. hirsutum* с теми же видами болезненны и мало жизнеспособны.

Такие же глубокие генетические различия установлены и между видами двух остальных групп диплоидных видов Нового Света и Старого Света.

В то время как *G. Thurberi* дает жизнеспособные гибриды с *G. arboreum* и значительно более слабые, но все же жизнеспособные гибриды с *G. herbaceum*, *G. armourianum* с этими же видами не скрещивается.

Поскольку можно считать, что возникновение тетраплоидных видов относится к древним геологическим периодам и что они прошли длительный путь эволюции, постольку мы вправе допустить, что и исходные диплоидные виды также глубоко изменились, а некоторые, может быть, даже вымерли совершенно.

Искать их среди ныне существующих видов было бы бесполезно. Действительно ни в Америке, ни на островах Тихого Океана, повидимому, нет диплоидных видов, хромосомы которых гомологичны крупным хромосомам тетраплоидных видов. Ареалы крупнохромосомных видов *G. herbaceum* и *G. arboreum* и мелкохромосомных видов *G. Thurberi*, *G. armourianum* и др. разобщены океанами по разным континентам с древнейших времен. Некоторые из этих видов даже не скрещиваются между собой. Мы вправе допустить, что в периоды возникновения тетраплоидных видов распределение суши и моря, видовой состав рода *Gossypium* и ареалы этих видов были совсем другие, чем теперь.

Таким образом задаваться вопросом, какие из современных нам диплоидных видов могут быть родоначальниками существующих тетраплоидных видов, с этой точки зрения принципиально неправильно.

В настоящее время мы можем лишь искать виды более или менее родственные этим древним, уже несуществующим видам, и, скрещивая их, попытаться имитировать в экспериментальной обстановке процессы, когда-то давшие начало аллотетраплоидным видам. Ставя такой опыт, мы сможем проверить принципиальную правильность гипотезы аллополиплоидного происхождения этих видов, а также получим формы, которые, возможно, окажутся ценными и в селекционном отношении.

Проводя работу по отдаленной гибридизации *Gossypium*, мы, между прочим, поставили задачу синтеза аллополиплоидных форм, подобных *G. barbadense* L. и *G. hirsutum* L.

Не все диплоидные виды оказались пригодными для этих экспериментов. Наиболее пригодным для этого из мелкохромосомных видов Нового Света оказался вид *G. Thurberi* Tod., так как он дает жизнеспособные гибриды с *G. arboreum* L. (фиг. 4). Оба эти вида имеют хромосомные наборы, повидимому, наиболее близкие соответствующим половинам набора *G. barbadense*, скрещиваются с ним и дают частично фертильное первое поколение. Менее пригодными для намеченных опытов являются виды *G. armourianum* и *G. Harknessii*, так как они не скрещиваются с *G. arboreum* и с *G. herbaceum*, но с *G. barbadense* и с *G. hirsutum* они дают очень мощные, здоровые и частично фертильные гибриды, которые также могут быть использованы для этих опытов. Также отчасти пригоден для этой

цели вид *G. aridum*, так как он скрещивается с *G. herbaceum* и с *G. arboreum*, а также с *G. hirsutum* и *G. barbadense*. Гибриды *G. aridum* с первыми тремя видами использовать трудно, так как они плохо развиваются и мало или совсем не цветут, зато гибриды его с *G. barbadense*, наоборот, очень мощны и здоровы. Видов *G. Harknessii* и *G. aridum* мы не имели, и в наших скрещиваниях они не участвовали, остальные же виды и их гибриды были использованы.

Для получения полиплоидов были намечены и проводились следующие комбинации скрещиваний.

Фиг. 4. Дикий вид из Сев. Америки, Аризона, *G. Thurberi* Tod. 2n = 26

Fig. 4. Wild species from North America (Arizona, U. S. A.) *G. Thurberi* Tod. (2n = 26)

1. F_1 *(arboreum* × *Thurberi)* скрещивались с *G. arboreum* и самоопылялись для получения триплоидов и амфидиплоидов. Эти же гибриды скрещивались с *G. barbadense* для получения тригеномных гибридов *(arboreum* × *Thurberi)* × *barbadense*.

2. F_1 *(barbadense* × *Thurberi)* скрещивались с *G. arboreum* и с *G. herbaceum* для получения тригеномных сбалансированных форм типа «*triplex*».

3. F_1 *(barbadense* × *armourianum)* и F_1 *(hirsutum* × *armourianum)* скрещивались с *G. herbaceum* и *G. arboreum* для получения подобных же тройных гибридов.

Не касаясь пока всех результатов, остановимся на скрещиваниях *(barbadense* × *Thurberi)* × *arboreum*. В результате этих скрещиваний было получено в 1936 г. и в 1937 г. всего шесть растений. Три из них оказались высокоплодовитыми, а остальные частично плодовитыми.

Особый интерес представляет растение № 7-4422, отличающееся очень высокой плодовитостью, мощностью развития, обильным цветением и плодоношением (фиг. 5).

Цветок у этого гибрида очень хорошо сформирован и по окраске и величине походит на цветок *G. barbadense*.

Тычиночная колонка густая, с большим числом тычинок и хорошо выполненными пыльниками. Тычиночные нити несколько длиннее, чем у *G, barbadense*. Пыльца очень обильная, желтого цвета и, как установлено микроскопическим просмотром с ацетокармином, почти полностью нормально выполненная.

По общему облику и по основным морфологическим признакам гибрид этот очень походит на *G. barbadense*, отличаясь относительно более сильно разрезанной пластинкой листа с более длинными и узкими долями. Подобные узкодольчатые, сильно разрезанные листья, хотя и встречаются у некоторых форм *G. barbadense*, но довольно редко. Почти все цветы у этого растения дают коробочки, и процент опадения завязей совсем незначителен. Коробочки относительно мелкие, трех-четырехстворчатые, походят на коробочки *G. barbadense* или, вернее, на коробочки диких форм этого вида.

По форме листа, по коробочкам и другим признакам гибрид этот несколько напоминает, например, дикую форму с Галапагосских островов *G. Darvinii* Watt, которую мы относим к виду *G. barbadense* L.

Фиг. 5. Тригеномный высокоплодовитый гибрид *G. barbadense* × *G. Thurberi* Tod. × *G. arboreum* $3n = 52$

Fig. 5. The highly fertile triple hybrid (*G. barbadense* × *G. Thurberi*) × *G. arboreum*

Семена у «триплекса» 7-4422 мелкие, слабо опушенные, волокно очень нежное и тонкое, до 45 мм длины, весьма крепкое.

Цитологическими исследованиями мейозиса, проведенными Е. П. Раджабли и М. О. Сарана, установлено, что как первое, так и второе деление у гибрида протекают правильно. В первом делении образуется 26 компактных бивалентов. Затем хромосомы правильно расходятся к полюсам. Гомеотипическое деление протекает также нормально, с образованием правильных тетрад (фиг. 6).

Таким образом, желательная тригеномная синтетическая форма получена. Очевидно у F_1 (*barbadense* × *Thurberi*) образовалась не-

редуцированная яйцеклетка с 39 хромосомами. После оплодотворения ее нормальной гаметой *G. arboreum* получилась зигота с 52 хромосомами, соединяющая в себе полные хромосомные наборы всех трех видов: (*G. barbadense* 26_I + *G. Thurberi* 13_I + *G. arboreum* 13_I) = $= 26_{II}$.

Таким образом, все 26 хромосом *G. barbadense* получили партнеров, и весь набор стал нормально функционировать в половых клетках «триплекса».

В метафазе первого деления (фиг. 6) можно различить примерно 13 более мелких гемини и 13 несколько более крупных.

Получение этого гибрида и характер его мейозиса являются хорошим доказательством правильности установленных Сковстедом фактов наличия у *G. barbadense* двух хромосомных полунаборов, из которых один, состоящий из мелких хромосом, гомологичен набору *G. Thurberi*, а другой, состоящий из более крупных хромосом, гомологичен набору *G. arboreum*. Гомология эта, несмотря на длительную эволюцию видов, до сих пор сохранилась настолько, что, будучи соединенными в одном организме, хромосомные наборы этих трех видов способны нормально функционировать даже в сложных процессах деления и созревания половых клеток.

Фиг. 6. Редукционное деление у трехвидового гибрида №7-4422 (*G. barbadense* × *G. Thurberi*) × × *G. arboreum*.
1. Метафаза 1-го деления мейозиса (вид сбоку)
2. Метафаза 2-го деления мейозиса (вид с полюсов)

Fig. 6. Meiosis in the triple hybrid. Plant No. 7-4422 (*G. barbadense* × *G. Thurberi*) × *G. arboreum*:
1. First metaphase (side view);
2. Second metaphase (polar view)

Судя по результатам этого опыта, можно предположить, что виды *G. Thurberi* и *G. arboreum* из числа ныне существующих являются наиболее родственными тем диплоидным видам, которые были родоначальниками амфидиплоидного вида *G. barbadense*.

Это положение до известной степени подтверждается и характером наследования и сочетания признаков *G. Thurberi* и *G. arboreum* у их гибрида. Так, например, голый стебель и листья, наличие наружных внецветных нектарников, отсутствие срастания прицветников и другие доминантные признаки *G. Thurberi* подавляют в гибриде соответствующие рецессивные признаки *G. arboreum*: волосистость стебля и листьев, отсутствие внешних нектарников и срастание прицветников. Доминантные же признаки *G. arboreum*: широко-сердцевидная форма и зубчатость прицветников, наличие внутренних внецветных нектарников, желтая окраска лепестков, пыльников и пыльцы, яркое пятно на лепестках, ямчатость и хорошо выраженная железистость коробочки подавляют соответствующие рецессивные признаки *G. Thurberi*: узколанцетные, незубчатые прицветники, отсутствие внутренних внецветных нектарников, светлую, почти белую окраску лепестков, пыльников и пыльцы, очень слабо -

выраженное пятно на лепестках, гладкую поверхность коробочки и слабо заметную ее железистость. Таким образом, сочетание доминантных признаков обоих видов в гибриде дает растение, по общему морфологическому облику очень похожее на обычные формы *G. barbadense*. Это также говорит за то, что родоначальные диплоидные виды, от гибридизации которых возник вид *G. barbadense*, и морфологически и генетически могли быть очень близкими к современным видам *G. Thurberi* и *G. arboreum*.

Возможно, что древняя форма, родственная *G. Thurberi*, отличалась от нее, например, желтой окраской цветов и не так сильно разрезанной пластинкой листа и широкими долями его, будучи более похожей по этим признакам на современные виды *G. armourianum* или *G. Harknessii*. Возможно, что этот древний вид в результате дивергентной эволюции дал начало видам *G. Thurberi*, *G. armourianum* и *G. Harknessii*. Вероятность этого не исключена, так как виды эти обитают почти в одной и той же географической и экологической области и генетически настолько близко родственны между собой, что дают высокоплодовитые гибриды.

Амфидиплоидный гибрид (*arboreum* × *Thurberi*), если он будет получен, конечно нельзя будет считать просто формой вида *G. barbadense*. Но форма эта может оказаться настолько генетически близкой к *G. barbadense*, что будет легко скрещиваться с этим видом. От этих скрещиваний могут получиться в потомстве настолько ценные в практическом отношении гибриды, что они органически войдут в систему культурных форм современного *G. barbadense*, т. е. сольются с этим видом, обогатив его новыми генами.

Очень возможно, что триплексы (*barbadense* × *Thurberi*) × *arboreum*, (*barbadense* × *armourianum*) × *arboreum* и им подобные, образованные с участием видов *G. hirsutum*, *G. herbaceum*, *G. Harknessii*, *G. aridum* и др., а также амфидиплоиды (*Thurberi* × *arboreum*) и может быть (*Thurberi* × *herbaceum*) и другие, при умелом подборе исходных форм, окажутся очень ценным материалом для целей практической селекции хлопчатника.

Некоторые формы *G. arboreum* отличаются большой неприхотливостью, скороспелостью, устойчивостью и даже почти полным иммунитетом против гоммоза. С другой стороны, *G. Thurberi* выделяется среди других видов высокой устойчивостью к низким температурам, устойчивостью против вилта и гоммоза, значительной плодовитостью, мощной корневой системой и также неприхотливостью. Сочетание ценных признаков этих видов с ценными качествами египетских хлопчатников путем гибридизации может дать для селекции исключительно интересные гибридные материалы.

Дальнейшая работа с полученными «триплексами» и некоторыми другими гибридами подобного типа, имеющимися у нас в Азербайджанском научно-исследовательском хлопковом институте, в ближайшее время покажет, насколько эти предположения правильны.

Это собственно и является главной целью наших работ по межвидовой гибридизации *Gossypium*.

Параллельно с разрешением ряда теоретических проблем, важных в научном отношении, работа с межвидовыми гибридами должна выяснить возможности, пути и методы использования этих гибридов для создания новых, ценных для советского хлопководства, сортов хлопчатника.

В заключение автор считает своим приятным долгом отметить ценное участие в совместной работе по межвидовой гибридизации *Gossypium* своих коллег и помощников, научных сотрудников АзНИХИ—тт. Е. Е. Архиповой и Н. Ф. Сердюковой, а также специалистов-цитологов АзНИХИ—тт. Е. П. Раджабли и М. А. Сарана и принести им глубокую благодарность.

Рисунки цитологических препаратов выполнены Е. П. Раджабли и любезно предоставлены ею в наше распоряжение, за что автор благодарит ее особо.

Выводы

Поставив вопрос и опыты по выяснению происхождения «тетраплоидных» видов *Gossypium* и сделав обзор подобных же работ с другими растениями, а именно: с видами *Nicotiana* (Clausen, Костов, Brieger и Эгиз), с видами *Phleum* — тимофеевками (Gregor and Sansome), с видами *Salix* (Heribert-Nilsson), с *Galeopsis* (Müntzing), с видами *Prunus* (Рыбин) и с *Aegilops* (Сорокина и Сенянинова-Корчагина), автор пришел к следующим результатам и выводам.

1. Анализ современных данных по цитогенетике видов *Gossypium* показывает, что виды эти, распадающиеся на две группы по числу хромосом, а именно: диплоидные и тетраплоидные, очевидно, очень древнего происхождения, причем тетраплоидная группа филогенетически более молодая и появилась в результате естественной гибридизации между диплоидными видами.

2. Диплоидные виды, возможно, также являются видоизмененными полиплоидами и происходят от еще более древних форм с хромосомным числом 6 или 7. В настоящее время виды эти в значительной степени утеряли свою полиплоидную природу и могут считаться нормальными диплоидами.

3. Тетраплоидные виды также несомненно древнего и притом, может быть, полифилетического происхождения, о чем свидетельствуют как данные истории и географического распространения этих видов, так и их полиморфизм и генетические особенности, выявляющиеся при изучении гибридов этих видов между собой, а также с диплоидными видами.

4. Общепринятая гипотеза об аллополиплоидной природе этих видов, особенно обстоятельно разработанная доктором Сковстедом, имеет под собою основательную научную базу, созданную в результате цитогенетического изучения видов *Gossypium* за последние годы.

5. Принципиально неправильно искать среди современных диплоидных видов *Gossypium* прямых родоначальников тетраплоидных видов, имея в виду древность и тех и других и длительный путь эволюционных превращений и изменений, пройденный всеми видами *Gossypium*.

6. Несмотря на это, и теоретически и практически важно и необходимо ставить опыты по созданию аллополиплоидных форм, подобных существующим в природе тетраплоидным видам, посредством отдаленной гибридизации.

7. В результате опытов, поставленных автором на эту тему, были получены высокоплодовитые гибриды *(barbadense* × *Thurberi)* × *arboreum* и в том числе растение 7-4422, которое, согласно данным цитологических исследований, оказалось сбалансированным тригеномным гибридом, имеющим 52 хромосомы и нормальный мейозис.

8. Гибрид этот, соединяя в себе признаки всех трех исходных видов, морфологически оказался очень сходным с формами *G. barbadense*.

9. Получение этого тройного гибрида и характер его мейозиса подтверждают гипотезу происхождения тетраплоидных видов и установленные Сковстедом взаимоотношения между этими видами и двумя группами видов диплоидных: одной мелкохромосомной из Северной Америки и другой крупнохромосомной из Старого Света.

10. Автор приходит к заключению, что виды *G. Thurberi* и *G. arboreum* из числа ныне существующих, возможно, являются наиболее близкими генетически к тем древним диплоидным видам, которые были родоначальниками вида *G. barbadense*.

11. Отмечается, что полученные тройные гибриды, а также подобные им аллополиплоиды и амфидиплоиды, возможно, будут представлять большой селекционный интерес, как материал для создания ценных сортов хлопчатника.

12. Основной задачей работ по межвидовой гибридизации *Gossypium* автор считает: установление возможности, путей и методов использования межвидовых гибридов для целей практической селекции хлопчатника, параллельно с разрешением теоретических вопросов для научного освещения и обоснования селекционной работы.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Зайцев Г., Межвидовой гибрид *Goss. herbaceum* L. × *Goss. hirsutum* L. var *Laciniata (v. nova)*, Труды прикл. бот., вып. 2, 117—34, 1924. (Число хромосом у видов *Gossypium* по данным А. Николаевой 1923 г.)

[2] Канаш С., Межвидовая гибридизация в пределах разнохромосомных видов хлопчатника, Труды Ср.-АзНИХИ, стр. 1—65, 1932.

[3] Костов Д., Экспериментальное получение полигеномных гибридов. Докл. Академии Наук, № 4, 166, 1934.

[4] Костов Д., Происхождение культурного табака, Бюл. Эксп. Биол. Мед., I 395, 1936.

[5] Рыбин В., Опыт синтеза культурной сливы из родственных ей диких видов, Тр. прикл. бот., Сер. А. Соц. Растениеводство, № 15, 1935.

[6] Рыбин В., Гибриды терна и алычи и проблема происхождения культурной сливы, Тр. прикл. бот., Сер. II, № 10, 5—44, 1936.

[7] Сенянинова-Корчагина М., Кариосистематическое исследование рода *Aegilops* L., Тр. прикл. бот., Сер. II, I, 1—90.

[8] Сорокина О., К синтезу видов эгилопса, Труды прикл. бот., Сер. II, № 7, 151—60, 1937.

[9] Эгиз С., Опыты межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana* III. а) трехвидовой гибрид *Nicotiana tabacum* × *N. sylvestris* × *N. tomentosa* и др., Труды прикл. ботаники, Сер. II, № 5, 77—87 (—125), 1933.

[10] Brieger F., Über die Vermehrung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *Nicotiana tabacum* L. × *N. Rusbyi* Britt., Zeitschr. Abstamm. Vererbungslehre, 47: 1—53, 1928.

[11] Clausen R., Interspecific hybridization in *Nicotiana* VII. The cytology of hybrids of the synthetic species digluta, with its parents *glutinosa* and *tabacum*, Univ. Calif. Publ. Bot., 11 (10): 177—211, 1928.

[12] Clausen R., Interspecific hybridization in *Nicotiana* XIII. Farther data as to the origin and constitution of *Nicotiana tabacum*, Svensk. Botanisk Tidskrift, 26 (1—2): 123—136, 1932.

[13] Davie J., Cytological studies in the Malvaceae and certain related families, Jour. Genet., 28 (1): 33—67, 1933.

[14] Davie J., Chromosome studies in Malvaceae and certain related families II, Genetica 17: 487—98, 1935.

[15] Denham H., The cytology of the cotton plant. I. Microspore formation in Sea Island cotton. II. Chromosome numbers of Old and New World cottons, Annals Bot. 38: 407—38, 1924.

[16] Gates R., The cytological study of cotton and its relatives, Emp. Cott, Grow. Rev II: 194—201, 1934.

[17] Gates R., The cytological study of cotton and its relatives, Emp. Cott. Grow. Rev. 12:40—42, 1935.
[18] Gregor J. and Sansome F., Genetics of wild populations II. *Phleum pratense* × × *Ph. alpinum* L., J. Gen. 22:373—87, 1930.
[19] Gregor J., Experimental delimitation of species, New Phyt. 30:204—17, 1931.
[20] Harland S. and Atteck O., Intergenetic hybrids between *Gossypium* and *Thurberia*, Amer. Nat. 65:380—82, 1931.
[21] Harland S., Fertility in hybrids between New and Old World cottons, Nature, 129 (3254):398, 1937.
[22] Harland S., The genetics of cotton XII. Homologous genes for anthocyanin pigmentation in New and Old World cottons. J. Genet. 30(3):465—76, 1935.
[23] Heribert-Nilsson N., Über das Entstehen eines ganz cinerea-ähnlichen Typus aus dem Bastard *Salix viminalis* × *caprea*, Hereditas 15:309—19, 1931.
[24] Huskins C., The origin of *Spartina Towsendii*, Genetica 12:531—38, 1931.
[25] Kostoff D., Ontogeny, genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids, Genetica 12:33—139, 1930.
[26] Kostoff D., A fertile triple hybrid *Nicotiana tabacum* × (*Nicotiana sylvestris* × × *Nicotiana Rusbyi*), Amer. Journ. Bot. 18:112—13, 1931.
[27] Kostoff D., Cytogenetic studies of the triple fertile hybrid *Nicotiana tabacum* × × (*N. sylvestris* × *N. Rusbyi*) *N. triplex*.
[28] Lawrence W., The secondary association of chromosomes, Cytologia, 2:352—84, 1931.
[29] Longley A., Chromosomes in *Gossypium* and related genera, Journ. Agric. Res. 46.217—27, 1933.
[30] Müntzing A., Ueber Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung, Hereditas 14:153—72, 1930.
[31] Müntzing A., Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis Tetrahit*, Hereditas, 16:105—54, 1932.
[32] Skovsted A., Cytological studies in cotton I. The mitosis and meiosis in diploid and triploid Asiatic cotton, Ann. Bot. 47:227—51, 1933.
[33] Skovsted A., Cytological studies in cotton II. Two interspecific hybrids between asiatic and New World cottons. Jour. Genet. 28 (3):407—24, 1934.
[34] Skovsted A., Some new interspecific hybrids in the genus *Gossypium* L. Journ. Genetic. 30 (3):447—63, 1935.
[35] Skovsted A., Chromosome numbers in the Malvaceae I, Journ. Genetic. 31 (2):263—96, 1935.
[36] Skovsted A., Cytological studies in cotton IV, Chromosome conjugation in interspecific hybrids, Journ. Genet. 34 (1):97—134, 1937.
[37] Webber, J., Chromosome number and meiotic behaviour in *Gossypium* J. Agric. Res. 49 (3): 223—37, 1934.
[38] Webber J. Interspecific hybridization in *Gossypium* and the meiotic behaviour of F_1 plants, J. Agric. Res. 51 (12): 1047—70, 1935.

F. M. MAUER. ON THE ORIGIN OF CULTIVATED SPECIES OF COTTON A HIGHLY FERTILE TRIPLE HYBRID (*G. BARBADENSE* L. × *G. THURBERI* TOD.) × × *G. ARBOREUM* L.

SUMMARY

Having conducted research and experiments aiming to elucidate the origin of «tetraploid» species of *Gossypium* and having reviewed similar investigations with other plants — *Nicotiana* species (Clausen, Kostoff, Brieger, and Eghiz), *Phleum* species (Gregor and Sansome), *Salix* species (Heribert-Nilsson), *Galeopsis* (Müntzing), *Prunus* species (Rybin), and *Aegilops* (Sorokina and Senyaninova-Korchaghina) — the writer has arrived at the following results and conclusions:

1. An analysis of present knowledge on the cyto-genetics of *Gossypium* species shows that these species, falling into two groups as regards chromosome number, i. e., diploid and tetraploid, are apparently of very ancient origin, the tetraploid group being phylogenetically the younger, having arisen as a result of natural hybridization between the diploid species.

2. The diploid species may possibly also be modified polyploids, having arisen from still more ancient forms with a chromosome number of 6 or 7. At the present time, however, these species have lost to a considerable degree their polyploid nature, and may be considered normal diploids.

3. The tetraploid species are also undoubtedly of ancient and possibly polyphyletic origin, as is evidenced both by data of the history and geographical distribution of these species and bv their polymorphism and genetic peculiarities, revealed by a study of hybrids between these species and also between them and diploid species.

4. The generally accepted hypothesis regarding the allopolyploid nature of these species, elaborated in particular details by Skovsted, is founded on a solid scientific base created by the cyto-genetic study of *Gossypium* species during recent years.

5. It is fundamentally erroneous to seek for the progenitors of the tetraploid species of *Gossypium* among present-day diploid species, in view of the antiquity of both and of the long course of evolutionary changes and transformations traversed by all species of *Gossypium*.

6. Nevertheless, it is of theoretical and practical importance to undertake experiments aiming to create, by means of distant hybridization, allopolyploid forms similar to the tetraploid species existing in nature.

7. As a result of experiments conducted with this aim, we obtained the highly fertile triple hybrids (*G. barbardense* × *G. Thurberi*) × *G. arboreum*. Among them one plant, № 7-4422, was shown, by data of cytological analyses, to be a balanced triple hybrid, having 52 chromosomes and normal meiosis.

8. This hybrid, combining in itself the characters of all three initial species, proved to be morphologically very similar to forms of *G. barbadense*.

9. The creation of this triple hybrid and the character of its meiosis confirms the hypothesis of the origin of tetraploid species and the interrelations established by Skovsted between these species and between the two groups of diploid species — the one small-chromosomed from North America and the other large-chromosomed from the Old World.

10. The writer has come to the conclusion that of the species now existing *G. Thurberi* and *G. arboreum* are possibly the closest genetically to those ancient diploid species which were the progenitors of *G. barbadense*.

11. It should be noted that the triple hybrids we have obtained, as also allopolyploids and amphidiploids similar to them, may possibly be of great interest as material for creating valuable varieties of cotton.

12. The chief task in work on interspecific hybridization in *Gossypium* the writer considers to be the determination of the possibilities and ways and means of utilizing interspecific hybrids for purposes of practical cotton breeding, accompanied by the further working out of theoretical problems to provide a scientific basis for breeding work.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

С. М. БУКАСОВ

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАРТОФЕЛЯ

Селекция картофеля до последнего времени строилась на случайном и бедном исходном материале, культивировавшемся издавна в Чили и относящемся к единственному виду *Solanum tuberosum* s. str.

Для полного использования всего разнообразия диких и культурных картофелей Всесоюзный институт растениеводства собрал через свои экспедиции в Южную Америку и Мексику и сеть корреспондентов обширную коллекцию, включающую 65 видов, в том числе 18 новых культурных, представленных сотнями разновидностей и тысячами сортов.

Новый исходный материал включает формы с селекционно ценными признаками, ранее не использовавшимися. Межвидовая гибридизация этого материала преимущественно с селекционными сортами была проведена в сотнях комбинаций и дала практически ценные гибриды и сорта.

Первое литературное упоминание о картофеле было сделано четыреста лет тому назад при завоевании испанцами Южной Америки Кастельяносом в 1537 г., впервые увидевшим в Колумбии, близ г. Велес, культурный картофель. Вскоре после этого, в семидесятых годах XVI в., картофель был завезен в Испанию и в 1596 г. был впервые описан Bauhin. Культурный картофель получил от Bauhin название *Solanum tuberosum*, принятое впоследствии Линнеем и сохранившееся до наших дней вместе с представлением о культурном картофеле, как едином и единственном виде.

Из диких видов картофеля к нашему времени было описано свыше сотни. В селекцию эти дикие картофели не вошли.

Исходным материалом для селекции долгое время служил тот картофель, который, как упоминалось вначале, был завезен из Южной Америки в Испанию в семидесятых годах XVI в. и распространился отсюда по Европе. Этот исходный картофель, как и все известные нам не только культурные, но и дикие картофели, был смесью гибридов, к тому же плодущих. Поэтому он смог дать начало от самоопыления к началу прошлого века полусотне сортов. Лишь сто лет тому назад селекция картофеля приняла более широкие размеры. Начались искусственные скрещивания и исходный материал был пополнен новой интродукцией нескольких образцов чилийского происхождения.

На этой скудной и случайной основе и развернулась вся современная селекция картофеля, давшая за сто лет к нашему времени несколько тысяч сортов, являющихся продуктом близкородственных скрещиваний в калейдоскопических сочетаниях.

Учение об исходном материале для селекции, вытекающее из теории центров происхождения культурных растений, созданное акад. Н. И. Вавиловым, в применении к картофелю было новой эрой для селекции.

Научная селекция картофеля могла быть построена лишь на полном использовании всего исходного материала с родины картофеля, из Южной Америки и Мексики. Картофель индейцев Америки не был до этого времени изучен. Поэтому сюда были направлены советские экспедиции (Букасов, Юзепчук, Вавилов), собравшие тысячи образцов южноамериканских картофелей.

Их изучение превзошло все ожидания. Оказалось, что культурный картофель, ранее нам известный, тот, о котором говорилось вначале и который, будучи описан триста лет назад, отождествлялся со всем культурным картофелем в полном его объеме, культивируется лишь в ограниченном ареале эндемичной культуры картофеля, на острове Чилое и примыкающей к нему с севера узкой полоске тихоокеанского побережья Чили, занимаемой Араупканией.

Совершенно оторванно от него, отделенный бесплодными селитряными пустынями Атакамы и непроходимыми, увенчанными снегами Кордильерами Анд и поднятый высоко на плоскогорья и в горные районы, высотою от 1 800 до 4 200 м над уровнем моря, простирается обширный ареал иных, резко отличных от *tuberosum*, многочисленных культурных горных видов.

Они составляют особую систематическую и эколого-географическую группу *Andigena* (2-В) со своими собственными дикими прародителями, противопоставляемую нами низменной группе *Eutuberosa* (2-А), мало дифференцированной и бедной даже дикими видами (таблица—Эколого-географическая классификация картофелей).

Основное отличие группы *Andigena* от *S. tuberosum* — способность образовывать клубни лишь на коротком тропическом дне в соответствии с ее межтропическим и даже приэкваториальным ареалом.

Обширный ареал древней культуры группы *Andigena* имеет разнообразнейшие экологические условия, в которых независимо возникали и входили в культуру различные виды картофеля. Самая грубая экологическая классификация горных культурных видов картофеля дает пять эколого-географических групп видов: 1) субтропическую долинную (IV); 2) южную раннюю (V); 3) северную, без периода покоя клубней (VI); 4) андийскую позднюю (VII); 5) высокогорную морозостойкую (IX).

Эти экологические группы иногда включают виды, далекие систематически и филогенетически. Такова, например, морозостойкая группа (IX), куда, наряду со своеобразным даже среди *Andigena S. ajanhuiri* (2-Д), входит систематически далекая группа *Trygonohypsa* (2-Е), связанная происхождением с обособленной систематически и экологически группой диких видов — высокоморозостойкой группой пуны *Acaulia* (X).

В этой морозостойкой группе виды отличаются и числами хромосом — от 24 (2n) у *S. ajanhuiri* и 36 у *S. Juzepczukii*, не отличимого от гибридов 48-хромосомного дикаря *acaule*, до 60 хромосом у *S. curtilobum*.

Прочие группы, кроме собственно андийской, также включают диплоидные и триплоидные виды различного происхождения. Одни из триплоидов — автотриплоиды, как *S. chaucha*, возможно, автотриплоид диплоида *S. phureja*, другие, как *S. mamilliferum*, возможно.

гибридогенного происхождения от гибридизации диплоида с тетраплоидным *S. andigenum*.

Отдельные культурные виды выделяются и по химическому составу клубней, содержащих, например, у *S. phureja* и *S. ajanhuiri* большое количество белка, по устойчивости к болезням.

Морфологические отличия между культурными видами настолько же велики, как между различными дикими картофелями.

Таким образом, на месте старого *S. tuberosum*, точнее же в дополнение к нему, открыты 18 новых культурных видов картофеля с отличными ареалами, своеобразной экологией, различающиеся числами хромосом, фотопериодической реакцией и другими физиологическими и анатомическими признаками и имеющие у отдельных видов селекционно ценные свойства, как высокое содержание белка или морозостойкость.

Это крупное открытие, составляющее эпоху в изучении и в селекции картофеля, было возможно благодаря использованию комплексного метода к изучению системы культурного растения, применяющегося во Всесоюзном институте растениеводства. К нему причастны и чистые систематики (Юзепчук) и цитологи (Рыбин), физиологи (Разумов), анатомы (Нассонов, Яковлев, Ягер), биохимики (Прокошев, Остащин, Нилов, Гречка).

Исходный материал для селекции не ограничивается культурными формами из центров происхождения картофеля. Он включает также диких родичей картофеля. Дикие виды картофеля очень многочисленны. Свыше сотни видов дикарей было описано еще в то время, когда был известен лишь единственный культурный вид — *S. tuberosum*. Некоторые из диких картофелей близки к культурным видам и относятся к тем же систематическим и экологическим группам. Так, дикие родичи чилийского туберозум, *S. leptostigma* и *S. Molinae*, относятся к чилийской влаголюбивой экологической подгруппе тихоокеанского побережья (III-1) и систематической группе *Eutuberosa*. Дикие родичи культурных *Andigena*, засоряющие поля, в том числе и поля картофеля, относятся к систематической подгруппе *Aracciana* (2-С), входящей вместе с *Andigena* и *Eutuberosa* в одну большую группу *Tuberosa*. Эколого-географическое их положение то же, что у *Andigena*, и здесь также есть морозостойкие виды (VIII).

За пределами ареала культуры картофеля широко распространяются еще более многочисленные виды диких картофелей, систематически далекие от группы *Tuberosa*, составляющие также особые эколого-географические группы.

К южной части горного ареала *Tuberosa* примыкает с востока ареал *Commersoniana* (1), составленный диплоидными и единичными автотриплоидными видами. Дикие картофели этой группы постепенно спускаются с высоких гор и населяют вначале невысокие горные склоны сьерр, окаймляющие обширную Аргентинскую пампу, от 1200 м над уровнем моря до 500 м, составляя экологическую группу пампасовых сьерр (II).

Далее на восток к Атлантическому океану дикие картофели спускаются в Лаплатскую низменность.

Эта лаплатская группа (I) из *Commersoniana* доходит на востоке до самого побережья Атлантического океана и островков дельты Лаплаты. В восточной части ареала она составляет уругвайскую субтропическую подгруппу (I-1). На север она идет до бразильского тропического леса, занимая тропическую зону, где культивируется

Экологo-географическая

Группа		Число хромосом (2 n)	24	36	48	60	72
I. Лаплатская — 1. Уругвайская субтропическая — Морозостойкая	1. Commersoniana	S. Commersonii sp. coll.	Ohrondii	Commersonii			
I. Лаплатская — 1. Уругвайская субтропическая — Неморозостойкая			la platicum Boergeri				
I. Лаплатская — 2. Тропическая зона матэ — Морозостойкая		S. chacoense sp. coll.		Millanii			
I. Лаплатская — 2. Тропическая зона матэ — Неморозостойкая			chacoense				
II. Пампасовых сьерр — 1. Кордобанская розетковидная нижней зоны		S. gibberulosum sp. coll.	gibberulosum Garciae				
II. Пампасовых сьерр — 2. Тукуманская переходной зоны (дорифоростойкая)		S. Parodii sp. coll.	Parodii Schickii Emmeae				
II. Пампасовых сьерр — 3. Сальтанская верхней зоны			Knappei Horovitzii				
III. Тихоокеанская — 1. Чилийская влажная	2. Tuberosa — A. Eutuberosa				leptostigma tuberosum Molinae		
III. Тихоокеанская — 2. Чилийская сухая				Maglia			
III. Тихоокеанская — 3. Перуанская эфемерная — а.				medians	Wittmackii		
III. Тихоокеанская — 3. Перуанская эфемерная — б.	3. Vaviloviana		Vavilovii				
IV. Восточно-боливийская долинная (ранняя теплолюбивая)	B. andigena	S. phureja sp. coll.	phureja	chaucha			
V. Южная (боливийско-перуанская) горная ранняя		Stenotoma	Macmillanii Erlansonii stenotomum goniocalyx	chocclo mamilliferum tenuifilamentum			
VI. Северная (эквадорско-колумбийская) горная ранняя		S. Rybinii sp. coll.	cañarense Rybinii boyacense	cuencanum			
VII. Андийская поздняя — 1. Дикая					Herrerae		
VII. Андийская поздняя — 2. Культурная					andigenum		

классификация картофеля

						Систематические группы	Эколого-географические группы
				Maroblae		C. Aracciana	VIII. Сорная андийская: 1. Горная неморозостойкая (Аргент. южноперуан.) — а. Аргентинская
				arracc-papa catarthrum Kaufmannii	S. aracc-papa sp. coll.		VIII. Сорная андийская: 1. Горная неморозостойкая (Аргент. южноперуан.) — б. Южноперуанская
				Bukasovii	S. Bukasovii sp. coll.		VIII. Сорная андийская: 2. Горная Северноперуанская морозостойкая — а. Морозостойкая
				Abbotii			VIII. Сорная андийская: 2. Горная Северноперуанская морозостойкая — б. Неморозостойкая
				ajanhuiri		D. ajanhuiri	IX. Высокогорная морозостойкая (культурная)
	curtilobum		Juzepczukii			E. Trigonohypsa	
		punae depexum Schreiteri				4. Acaulia	X. Группа пуны высокоморозостойкая (дикая)
		colombianum venezuelicum				5. Oxycarpa	XI. Колумбийско-Венецуэльская (очень поздняя) зоны парамо
				verrucosum		6. Demissa	XII. Мексиканская высокогорная лесная морозостойкая: 1. Неморозостойкая
demissum	semidemissum						XII. Мексиканская высокогорная лесная морозостойкая: 2. Морозостойкая
		Antipoviczii ajuscoense	Vallis Mexici			7. Longipedicellata	XIII. Мексиканская горная сорно-лесная (фитофторостойкая)
			coyoacanum			8. Cardiophylla	XIV. Долинно-Мексиканская сорная быстрорастущая (фитофторостойкая)
				bulbocastanum		9. Bulbocastana	XV. Южная Мексиканская теплолюбивая (фитофторостойкая)
				polyadenium		10. Polyadenia	XVI. Восточная Мексиканская (железистая) (фитофторостойкая)
				Jamesii sambucinum		11. Pinnatisecta	XVII. Северная Мексиканская горная (дорифоростойкая)
		Fendleri				12. Borealia	XVIII. Бореальная

и дико растет парагвайский чай — «матэ» и цветет Виктория Региа — это тропическая подгруппа зоны матэ (I-2).

Поразительно, что здесь в субтропиках и тропиках снова мы находим морозостойкие в наших условиях дикие картофели, притом со степенью морозостойкости, свойственной самой высокогорной группе тетраплоидных *Acaulia.* Обе крайние экологические и далекие систематически и филогенетически группы *Commersoniana* и *Acaulia* имеют, кроме морозостойкости, общей им, также особый тип устойчивости к фитофторе, установленный П. Я. Амлер. Так как группа *Commersoniana* устойчива к колорадскому жуку, то нужно искать эту устойчивость и у *Acaulia.* Сочетание морозостойкости, устойчивости к фитофторе и колорадскому жуку, а также высокое содержание сухого вещества в клубнях встречается еще у третьего антипода — в мексиканской высокогорной группе *Demissa* (6) притом у 60- и 72-хромосомных видов, в отличие от 24-, 36- и 48-хромосомных видов первых двух групп.

Эта группа, как и все прочие дикие мексиканские картофели, имеет ареал, далеко разобщенный от южноамериканских картофелей. Девственный тропический лес Панамы и примыкающей части Колумбии не имеет диких картофелей. Дикие картофели появляются снова лишь в горных областях Центральной Америки. Здесь в Чиапасе известен эпифитный *S. morelliforme.*

На Мексиканском плоскогорьи и в примыкающих частях Аризоны и Колорадо дикие картофели особенно многочисленны. В высокогорной Мексиканской долине, в единственном месте, они представлены всеми пятью ступенями полиплоидного ряда от диплоидов до гексаплоидов. Разнообразие внешнего облика, ботанико-систематических и экологических групп здесь особенно велико. Здесь встречаются семь обособленных систематических групп (6—12) против пяти, известных в Южной Америке. Экологические группы здесь не менее многочисленны.

Кроме упоминавшейся отчасти морозостойкой высокогорной группы *Demissa* (XII), обитающей на высоте 2 200—3 200 м над уровнем моря, здесь же распространена фитофторостойкая сорная группа *Longipedicellata* (XIII), устойчивая и к колорадскому жуку.

На вулканических почвах обитают *Cardiophylla* (XIV) с длинными, быстро растущими стеблями, фитофторостойкие. Ниже и на юг спускаются в теплую зону хлопчатника и сахарного тростника теплолюбивые *Bulbocastana* (XV) с простыми листьями, фитофторостойкие.

На север идет другая гамма видов. В Hidalgo и Michoacan группа *Polyadenia* (XVI) с вонючими железистыми волосками, подобных которым нет ни у одной группы, фитофторостойкая. Горные пустыни Северной Мексики, Аризоны и Колорадо занимают устойчивые к колорадскому жуку *Pinnatisecta* (XVII) с исключительно своеобразным обликом и грациозные нежные *Borealia* (XVIII).

Осталось упомянуть о второстепенных по изученности группах, но не менее интересных для селекции.

Обильная осадками (2 000 мм) полоса Тихоокеанского побережья, примыкающая к Чилое — родине *S. tuberosum,* к северу переходит в бесплодную бездождную пустыню. Здесь в Valparaiso в короткий период скудных осадков вырастает у самого берега океана *S. Maglia* (III-2).

Близ Лимы эфемерная растительность развивается в кратковре-

менный период туманов — гарруа. Здесь, кроме диких картофелей, родственных *Eutuberosa*, академик Вавилов открыл совершенно своеобразный дикий вид *S. Vavilovii* (III-3).

К северу от экватора дикие картофели группы *Tuberosa* сменяются малоизученной группой *Oxycarpa* (XI).

Известен еще ряд групп секции *Tuberarium*, клубненосность которых неизвестна. Это — горная группа *Juglandifolia* с деревянистым стеблем и чилийская группа *Eutuberosa*. У изученных нами видов *Eutuberosa* нет, повидимому, и столонов. Поэтому по существу их нельзя называть картофелями.

Краткий очерк впервые изученных в живом состоянии многочисленных диких картофелей показывает их исключительное разнообразие и ценность для селекции.

Вместе с культурными видами мы располагаем сейчас исходным материалом, состоящим из 65 видов, включающих около двухсот разновидностей и тысячи сортов. Вот то, что нам дало изучение центров происхождения картофеля, взамен нескольких случайных образцов чилийского картофеля, которыми и располагала старая селекция. Селекция сейчас подавлена лавиной нового исходного материала. Стал вопрос, кого и как нужно и можно использовать.

Для ориентировки во всем разнообразии было необходимо итти широким фронтом и испробовать межвидовую гибридизацию во всех возможных комбинациях. Коллективом ВИР были произведены (Нестерович, И. и М. Веселовские, Сидоров, Коваленко, Камераз, Лехнович, Дремлюг, Эмме и др.) сотни тысяч скрещиваний и из 500 испытанных комбинаций 200 межвидовых комбинаций были успешны и дали потомство.

Подобный анализ видов, отсев их на гибридизационной решетке, позволил, во-первых, изучить межвидовую скрещиваемость и наметить филогенетические отношения, во-вторых, ориентироваться в селекционных возможностях и перспективах.

Скрещиваемость между 15 изученными диплоидными видами наблюдается не только при скрещивании близких систематически, экологически или географически видов, но также и более отдаленных. Скрещиваемости диплоидных видов способствуют отсутствие женской стерильности и преобладающая у них мужская фертильность, хотя она различно проявляется в зависимости от внешних условий. Самостерильность и псевдофертильность довольно обычны (Л. Н. Кохановская).

Скрещиваемость между 10 изученными триплоидными видами наблюдалась лишь как исключение, так как им свойственна мужская стерильность и быть может женская.

Скрещиваемость между тетраплоидными видами наблюдалась легкая при скрещивании близких видов и трудная при скрещивании отдаленных видов. Трудность скрещиваний отдаленных тетраплоидных видов большая, чем при скрещивании отдаленных диплоидных видов. При этом гибридизация происходит преимущественно при функционировании нередуцированных гамет одного из видов или сопровождается возникновением нередуцированных гамет в потомстве гибрида.

Скрещиваемость между двумя известными пентаплоидными видами не наблюдалась, так как им обычно свойственна мужская стерильность.

Скрещиваемость между видами, различающимися числами хромо-

сом, хорошая, если виды относятся к соседним четным группам полиплоидного ряда (2n = 24,48 или 72).

Скрещиваемость триплоидных видов с другими очень плохая.

Из пентаплоидных видов один *Solanum curtilobum* скрещивается с диплоидами и тетраплоидами. *S. semidemissum* с ними обычно не скрещивается.

Гибридизация гексаплоида *S. demissum* с тетраплоидом *S. tuberosum* возможна реципрокная.

Межвидовая гибридизация наличного материала пока еще не дала возможности повторить эволюцию — получить культурные виды из диких, ни известные существующие, ни новые. Поэтому, высокая урожайность — неотъемлемый признак культурного вида и сорта — на сегодня при межвидовой гибридизации с дикарями должна быть взята от культурных видов.

При гибридизации между культурными видами горной короткодневной группы *Andigena*, преимущественно диплоидными, получены гибриды, как правило, в средних широтах малоурожайные, подобно исходным видам. В условиях короткого дня и горного климата Памира подобные гибриды могут быть более урожайны.

Высокоурожайные в условиях средних широт межвидовые гибриды диких видов, а также андийских культурных видов были получены лишь при скрещивании этих видов с длиннодневным видом чилийского происхождения — *S. tuberosum*, включающим все селекционные сорта. При этом хозяйственно-ценные сорта были получены при скрещивании *tuberosum* с *Andigena* в первом поколении или при бэккроссе. При скрещивании же с дикарями первое поколение не дает хозяйственно-ценных сортов и необходимо обычно повторное скрещивание с туберозум от трех и более раз.

Направление скрещиваний, выбор партнеров с женской или мужской стороны определяется преимущественно мужской стерильностью или иными физиологическими причинами, препятствующими использованию партнера, как опылителя. Так, по Дремлюг, *S. acaule* обычно не может быть опылителем, так как пыльцевые трубки его наиболее коротки и толсты среди известных видов картофеля. Исключение возможно и наблюдалось Нечипорчуком, когда женское растение было межвидовым гибридом.

В ряде случаев скрещивания удаются легче, когда мать имеет бо́льшее число хромосом. Таковы скрещивания тетраплоидных *acaule* и *Antipoviczii* с диплоидами и отчасти скрещивания гексаплоида *demissum* с тетраплоидом *tuberosum*. Правда, в последнем случае Коваленко получил большое число гибридов как прямых, так и реципрокных, что не удавалось ни Пушкареву, ни Саламану, которые даже отрицали возможность использования *demissum*, как опылителя. В реципрокных скрещиваниях *demissum* Коваленко не обнаружил никаких отличий первого поколения в зависимости от того, был ли туберозум отцом, или матерью.

Большое значение в межвидовой гибридизации имеет подбор пары со стороны туберозум. Повидимому, при отдаленной гибридизации, притом нередко между видами с разными числами хромосом, придать определенному сорту желательный признак другого вида (например, иммунитет *demissum*), не меняя коренным образом взятого сорта, крайне трудно, быть может невозможно. Поэтому, по существу, ставится вопрос о создании заново сорта. Это тем более верно, что все известные селекционные сорта гибридны и расщепля-

ются со своей стороны при межвидовой гибридизации. Инцухт у картофеля, который мог бы устранить подобное расщепление, крайне труден, вследствие стерильности и, кроме того, длителен. Поэтому было необходимо возможно шире оценить влияние пары в F_1 межвидовых гибридов, используя все известное разнообразие сортов. Эта работа была проделана Коваленко на гибридах демиссум с 150 сортами туберозум и установила значительные отличия F_1 по урожайности, здоровью, качеству клубня в зависимости от партнеров с обеих сторон.

Следующая ступень селекции — получение по преимуществу от наилучших пар последующих поколений: прямых F_2 и далее, или бэккроссов.

Какой метод для картофеля более применим? Более простой, казалось бы, метод использования F_2 в действительности у картофеля оказывается более сложным.

При скрещивании видов с разными числами хромосом первое поколение обычно стерильно, вследствие неправильного редукционного деления (триплоидные гибриды, гибриды пентаплоидных видов). Исключением являются пентаплоидные гибриды *demissum*, изредка дающие семена, в особенности, если партнер туберозум был фертилен. В противном случае первое поколение также стерильно.

В практической селекции межвидовой гибридизацией, когда обязателен партнер туберозум, на получение второго поколения, казалось бы, все же можно рассчитывать, хотя бы в ограниченных случаях гибридизации с тетраплоидными же видами: *andigenum, leptostigma, Molinae, acaule, Antipoviczii*. На деле же картина получается более сложная. Лишь при гибридизации с близким к туберозум видами и андигенум и дикарями группы *Eutuberosa* гибриды F_1 нередко фертильны и второе поколение нормально.

Гибриды же с далекими видами или стерильны или же фертильны, но в этом случае, как у *Antipoviczii*, фертильность вызывается возникновением диплоидных гамет дикаря. При этом второе поколение гексаплоидно, почти константно в следующих поколениях и для селекционера не дает ожидавшегося и нужного ему расщепления с выщеплением селекционно ценных гибридов с чертами туберозум. Получается новообразование с преобладанием признаков дикаря. Таким образом возможность получения и селекционного использования второго поколения межвидовых гибридов очень ограничена. Но и это ограниченное применение второго поколения часто не дает ожидаемых результатов.

Вопреки теории Пушкарева и Николаевой, во всех случаях, наблюдавшихся во Всесоюзном институте растениеводства, F_2 имеет подавляющий процент угнетенных растений селекционного брака по сравнению с бэккроссами и не является у гибридов *demissum* более культурным, чем бэккроссы. Поэтому применение бэккроссов было неизбежно.

Ранее обсуждавшаяся задача создания определенного сорта с новым признаком другого вида при бэккроссировании могла быть близкой к разрешению, если бы повторно скрещивался с F_1 один и тот же сорт. Этот путь оказался мало обещающим. Технически обычная стерильность на всех стадиях работы с картофелем редко, лишь у единичных сортов, давала возможность получать гибриды при повторном скрещивании с одним сортом от двух—трех раз. Но, повидимому, и здесь сказывается влияние «инцухта» и подоб-

ные «односортные» гибриды менее урожайны, чем гибриды, где при повторных скрещиваниях взяты различные сорта. Встает вопрос о подборе серий пар при таком сложном бэккроссе. Эта работа еще в начале. Многочисленные комбинации, свыше 600, бэккроссов *demissum* получены. Необходим анализ их.

При селекции межвидовых гибридов картофеля, кроме двух описанных методов, применяются комбинированные, известные и в селекции других растений. Применяется скрещивание между различными растениями F_1 и F_2, бэккроссы F_2 и их скрещивание между собой, получение от них одного или нескольких поколений и повторные скрещивания с туберозум. При этом, по Пушкареву, лучшие результаты получаются, если туберозум взят матерью.

В применении любого из вариантов этих методов существенное значение имеет правильный выбор растений для каждой последующей ступени работы, максимально концентрирующих в себе требуемые признаки и в максимуме передающих их потомству.

При межвидовой гибридизации картофеля наблюдается и отступление от нормы.

При гибридизации между диплоидными видами в разнообразнейших сочетаниях не удалось установить никаких отступлений от нормы, как бы ни были далеки виды.

При гибридизации же некоторых диплоидных видов с тетраплоидом туберозум в ряде случаев получается не триплоидное, а тетраплоидное потомство. Это установлено Е. В. Ивановской у гибридов диплоидов *S. Rybinii* и *S. phureja* с *tuberosum*, выведенных В. И. Садовниковой. F_1 может быть фертильным.

Для селекции подобные случаи могут быть особенно ценными. Если с туберозум скрещивается культурный диплоидный вид, являющийся носителем ценного признака, как *Rybinii*, обладающий быстрой развариваемостью клубней и возможно частичной стойкостью к вирусам и *Phytophthora*, или *phureja* — носитель высокого содержания белка, то получающиеся тетраплоидные гибриды с нередуцированной гаметой ценного диплоида, казалось бы, вдвойне приобретают ценный признак по сравнению с триплоидами, получающимися в этих же скрещиваниях.

По сравнению с триплоидным потомством тетраплоидное потомство подобных гибридов должно не иметь также склонности к вырождению, свойственной всем известным культурным триплоидам. При этом, так как скрещиваемый диплоид — культурный вид, он не несет потомству ряда отрицательных признаков, свойственных дикарям, носителям тех же искомых признаков, например, белка.

При гибридизации между некоторыми тетраплоидными видами, например, *Antipoviczii* или *ajuscoense* и *tuberosum*, Сидоровым и Николаевой получено гексаплоидное первое поколение, фертильное и относительно константное в последующих поколениях. Гибриды имеют преобладание признаков дикаря, следовательно, имеют его диплоидную гамету.

При скрещивании отдаленных, почти не скрещивающихся тетраплоидов *acaule* и *tuberosum* М. С. Благовидовой получено нормальное тетраплоидное, обычно стерильное первое поколение. При бэккроссе же его с *tuberosum* получено гексаплоидное потомство, вследствие образования диплоидной гаметы гибрида (Николаева, Дремлюг).

Образование диплоидных гамет у Благовидовского гибрида *acaule* ×

×*tuberosum* наблюдалось многократно также при дальнейшей гибридизации его с другими межвидовыми гибридами, например, *Rybinii*× ×*Bukasovii* (Коваленко, Исакович). При этом диплоидные гаметы образовывались одновременно у обоих родителей и давали начало фертильному «тетраамфидиплоиду», названному так Г. А. Левицким.

Образование диплоидных гамет при межвидовой гибридизации картофеля, как видно, нередко. В связи с этим интересно предположение Г. А. Левицкого о возможности массового образования диплоидных гамет у картофеля на Памире при низких температурах. Действительно, на Памире, по данным Перловой, многие виды картофеля, стерильные в Ленинграде, в том числе и триплоиды, обильно образуют ягоды. Если так — здесь массовое возникновение новых форм.

В межвидовой гибридизации картофеля приобретают значение не только гибриды двух видов, а и более сложные, с участием трех и четырех видов. Включение третьего вида может вызываться техническими требованиями — облегчить получение гибридов между трудноскрещиваемыми видами или получить фертильное потомство. В этом случае третий вид является промежуточным звеном в ступенчатой селекции. Примером подобных гибридов могут служить упоминавшиеся сложные гибриды *acaule* у Коваленко и им подобные.

В других случаях третий вид вводится, как носитель свойств, отсутствующих у первых двух видов. Такие трехвидовые гибриды получены Альсмиком и Нечипорчуком, вводившими при гибридизации *tuberosum* с *demissum* еще третий вид *andigenum* или *phureja*. *Andigenum* имеет значение, как носитель «дополнительных» генов урожайности, отсутствующих у селекционных сортов. Действительно, подобные трехвидовые гибриды Альсмика высокоурожайны. *S. phureja* — носитель отсутствия периода покоя клубней. Трехвидовой гибрид Нечипорчука также приобрел короткий период покоя клубней.

Подведем итоги межвидовой гибридизации картофеля в применении к селекции. Какие новые признаки имеют дикие и культурные виды в дополнение к признакам *S. tuberosum*.

Отрицательные признаки, суммированные от всех дикарей, таковы: урожайность низкая (10—50 г), вес клубня малый (3—10 г), столоны очень длинные (до 1 м), форма клубня длинная, тонкая, неправильно изогнутая, типа корневищ, глазки глубокие, многочисленные, содержание воды в клубнях высокое, крахмалистость клубней малая. Соланина в клубнях, сапонинов, катехинов, дубильных веществ как свободных, так и в форме глюкоз (Каргополова), — много, клетчатки в клубнях много. Окраска кожуры и мякоти клубня темносиняя. Период покоя у клубней очень продолжительный. Мощность растения малая, вышина и толщина стебля малые. Междоузлия короткие (розетковидность), ягоды опадающие.

«Идеального» дикаря, который совмещал бы в себе все перечисленные отрицательные признаки, нет, и отдельные виды имеют их в положительном выражении.

Есть дикари с клубнями правильной формы, лишенными антоциановой окраски, с высоким содержанием сухого вещества и крахмала, мощные.

Перечень новых положительных признаков, имеющихся у различных дикарей и представляющих селекционную ценность, следую-

щий: количество клубней большое (признак положительный при сочетании большого числа клубней с компактным гнездом). Содержание сухого вещества в клубнях высокое, превышающее туберозум. Белка в клубнях много, витамина С много. Иммунитет к фитофторе есть, к *Bacterium solanacearum* E. F. S. (бактериальная гниль) есть (у *S. Antipoviczii*), к черной ножке есть.

Устойчивость к вырождению есть, к колорадскому жуку есть, к морозу есть, к засухе есть.

Некоторые из перечисленных положительных признаков дикарей имеются и у новых культурных видов картофеля. Таковы: большое количество клубней, притом, в отличие от дикарей, в компактном многоярусном гнезде, обеспечивающем равномерный размер клубней (*S. Rybinii*); высокое содержание сухого вещества и белка в клубнях; иммунитет к *Bacterium solanacearum*, черной ножке; устойчивость к вырождению, возможно к колорадскому жуку, морозу.

Кроме того, новые культурные виды имеют дополнительные гены урожайности, скороспелости, крахмалистости, отсутствие периода покоя [1], быструю развариваемость клубня (в связи с низким содержанием амилопектина).

Доминантны или рецессивны эти признаки, повидимому, для конечного результата в селекции картофеля не существенно. Это представляет интерес для характеристики и выбора метода работы. В селекции при межвидовой гибридизации картофеля приходится, как мы видели, иметь дело со сложными бэккроссами и здесь генетическое изучение признаков становится затруднительным, особенно, если учесть возникновение амфидиплоидов и другие отклонения от нормы.

Для селекционера важно, удалось ли сочетать перечисленные признаки с комплексом хозяйственно-ценных признаков, нужных для сорта. Результаты таковы.

Использование в общем менее урожайных культурных диплоидных видов дает высокоурожайные гибриды, так как пониженная урожайность мелкоклубневого *S. Rybinii* компенсируется большим числом клубней в гнезде. *S. phureja* же имеет крупные клубни. Ряд гибридов *Rybinii* и *phureja* с *tuberosum* дает в F_1, F_2 и в бэккроссе с *tuberosum* урожаи, превышающие стандартный сорт Кореневский до 140—150% (В. И. Садовникова — Ленинградская картофельная станция).

Гибриды *tuberosum* с *andigenum* дают в F_1 и в бэккроссе с *tuberosum* урожаи до 3000—3500 кг с растения, превышающие стандарты (И. и М. Веселовские, А. Я. Камераз). Некоторые гибриды находятся в Государственном сортоиспытании.

Гибриды *curtilobum* с *tuberosum* в F_1 и бэккроссах с *tuberosum* дают урожаи до 5 кг с растения (Г. М. Коваленко).

Высокие урожаи дают и фитофторостойкие гибриды *demissum* и *Antipoviczii* с *tuberosum*, до 3 кг и более с растения. Во всех перечисленных случаях высокая урожайность сочетается с полной хозяйственной годностью этих гибридов, как сортов.

Эти цифры показывают, что межвидовая гибридизация картофеля стала действенным методом новой его селекции.

Всесоюзный институт растениеводства.
Ленинград.

Поступило
28.II.1938.

[1] Возможно, все это есть и у дикарей.

S. M. BUKASOV. INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN THE POTATO

SUMMARY

The old methods of potato breeding proved unable to cope with the task of creating a blight-resistant variety. The main reason was the paucity and chance nature of the initial material used for breeding, which was based on crossing between the few, closely related varieties originally introduced from Chile. The only logical means of untying this Gordian knot was to study the potato in the center of its form-genesis, in its home — South America and Mexico. With this aim the Institute of Plant Industry sent thither during the period 1925 — 1932 a number of expeditions, headed by the writer, Juzepczuk, and, lastly, by Vavilov. These expeditions collected thousands of specimens of potatoes, both wild and cultivated.

A many-sided study of the potato specimens collected by the Institute of Plant Industry has shown them to be exceedingly diverse, with inexhaustible possibilities for breeding. For the first time we had for observation living plants of dozens of species of wild potatoes, hitherto known to botanists only from dry herbarium specimens. It was not surprising that botanists had fallen into confusion not only as regards the problem of the origin of the potato, being unable to distinguish between wild and cultivated species, but even as regards the classification of species.

Only a study of the entire diversity of cultivated potatoes indigenous to Mexico and South America has made it possible to establish the existence of a considerable number of species differing markedly from *Solanum tuberosum*, the only cultivated species formerly known, and possessing new breeding qualities. All this new initial material has made it possible to undertake the solution of a whole series of new problem in potato breeding: *Phytophthora* resistance, frost resistance of vines, high protein content, high content of dry matter, high vitamin C content, etc. All these problems have come to the fore as a result of the all-sided study recently made of the potato, and only this study has pointed the way to their solution by means of interspecific hybridization.

A cytological analysis of potato species (made by Rybin) revealed the existence of a whole polyploid series, ranging from diploids (2n=24) to pentaploids among cultivated species and from diploids to hexaploids among wild species. A study has also been made by Shepeleva in Lewitsky's laboratory of chromosome morphology of each species.

A physiological study of the new potato species has shown that they differ markedly as regards tuber formation from *S. tuberosum*. In the case of all the new species, both wild and cultivated, tuber formation is usually possible only under conditions of a short day (Razumov, Doroshenko). Differences between the various species with respect to the optimum length of day for tuber formation have been determined. The optimum duration of the short-day treatment and the best time for its application also differ in the case of different species. Some species, such as *S. Vavilovii* and *S. polyadenium*, similar also as regards several morphological characters, require that the short day be applied in the early phases of vegetation; if applied in the second

half of the vegetative period, they fail to form tubers. In some cases (*S. Millanii*), due to other circumstances not yet elucidated, less tubers are formed under conditions of a short day than under those of a long day, or tuberization may even se absent altogether. It is necessary to emphasize that length of day is not the chief factor in tuber formation in the case of Andean and other wild potatoes. Tuberization may sometimes be induced by other agencies, such as low temperature or drought. Razumov induced tuber formation in *S. leptostigma* by grafting *S. tuberosum* on it. The study of tuber formation is of special importance for the potato breeder, since lack of knowledge regarding photoperiodic reactions has in the past been the chief reason why wild and Andean potatoes have been ignored in breeding work.

Evaluation, under natural conditions, of Andean potatoes with respect to yield became possible only when they were grown on the Pamir, where the shortest day in the USSR is combined with a high mountain climate. Here they gave yields equal to those of *S. tuberosum*. For practical breeding purposes it was significant that, by using such «short-day» potatoes in hybridization work, it was found possible to obtain high yields irrespective of the length of day. Even wild potatoes with very low yields, such as *S. demissum*, in the first hybrid generation may give yields as high as three kilogram per plant (Kovalenko).

As an indication of the breeding value of *S. andigenum*, with respect to high yield of tubers with a particularly percentage of starch, was the fact that in certain commercial varieties of potatoes there is a correlation between length of the vegetative period and yield. Consequently, *S. andigenum*, having a vegetative period longer than that of commercial varieties, might prove to give higher yields. This assumption has been confirmed by the production of *andigenum* hybrids which give higher yields than the commercial varieties.

It is possible that *andigenum* hybrids will give a new type of varieties with increased yield. It should be noted that in this case the usual breeding methods should perhaps be changed, as well as the very basis of breeding work. The usual method of breeding for high yield and, in general, for other qualities has been breeding based on a complex of economically valuable characters, among which an important place was taken by shape, color, and taste of the tubers and length of the stolons. Consequently, many high-yielding hybrids, deficient in some of these characters, were discarded. Breeding for yield alone, with the aim of obtaining hybrids with exceptionally high yields, irrespective of other characters, was not carried on. Yet, to get rid of the undesirable characters of such an exceptionally high-yielding hybrid by further hybridization would no doubt be easier than to obtain high-yielding hybrids from wild potatoes. Potato breeding should be based on high yield, and all the breeding work should be reorganised on these lines.

Not so long ago some breeders were of the opinion that potato seedlings should be grown under «field» conditions, which, in actual practice usually meant in fields lacking improved methods of cultivation and high fertilizer norms. Under good field conditions, however, hybrid seedlings yield as much as 2—2.5 kilograms per plant. Undoubtedly this figure can be doubled, judging by our own and American data, where seedlings have yielded as much as 4 kg per plant. Kovalenko in Pushkin, get yields from tubers as high as 9 kg per plant.

For practical purposes a combination of high yield and earliness is needed. Since in existing commercial varieties, as noted above, earliness in correlated with lower yield, it was necessary to determine what the new material might give in the way of earliness. Several secondary characters of earliness are found in diploid and triploid cultivated species. Under certain conditions, such, apparently, as higher temperature, these species begin to flower earlier than *S. andigenum*. It is possible that these species, in general characterized by lower yield or smaller tubers, are grown in their native habitat precisely because of their earliness. This applies in particular to the species known under the collective name «*Chaucha*». In addition to *S. chaucha*, to which we gave this name as its species name, there belong to this group: «chaucha chuga» (=*S. cuencanum*), and probably also *S. phureja* and the collective species *S. Rybinii*.

All the above mentioned species are characterized by the absence of a dormant period for the tubers, which, by analogy with *tuberosum*, is presumably correlated with earliness. But this innate quality of earliness, by itself, cannot produce as early tuber formation as in *tuberosum*, because for this probably, as well as for flowering, different temperature conditions are required. Consequently, an attempt was made to utilize this quality by means of hybridization. As yet decisive results have not been achieved, due to the small scale upon which the work has been carried out. Early hybrids have been obtained only in the case of *andigenum*, although their dormant period is longer.

An analysis has not yet been made of the relation between the length of the dormant period and the temperature needed for germination of the tubers. In general, tne length of tne dormant period tends to increase with an increase in the temperature required at the time of germination (*andigenum*, *Commersonii*, *Millanii*, *Vavilovii*). Early varieties with a short dormant period germinate at lower temperatures. If this correlation holds true for all species, those having no dormant period, like *S. Rybinii* and others, should require a much lower temperature for germination, a valuable factor for early plantings.

In the group of species which germinate with difficulty material should be sought for the creation of varieties suited to conditions in the South and for summer plantings, keeping in mind the factor of moisture, by which germination may be regulated.

Each of the problems — two crops a year, extra early plantings, and storage quality — opens up to us promising perspectives. Of even greater significance is the problem of frost resistance of the potato vines, a problem confronting us now, as a result of the new initial material, as one whose solution is quite realizable. Losses from late spring frosts, necessitating late plantings of potatoes, and from early fall frosts, checking the more vigorous fall growth of the tubers, are great and universal. It is erroneous to assume that the problem of frost resistance has significance only for the North. It is of no less importance for the East and the extreme South, for mountainous districts and for drained swamp lands. From all sections comes the call: «Give us frost-resistant potatoes».

In the high-mountain regions of South America the potato has been grown for ages at altitudes exceeding 4 000 meters. These are regions of frequent frosts, where certain potato species (*S. Juzepczuckii*, *S. ajanhuiri*, and *S. curtilobum*) are grown, which withstand tempera-

tures as low as —5° or —6° C. Wild potatoes, such as *Acaulia*, grow at still higher altitudes, almost to 5 000 meters, the line of eternal snow. They withstand temperatures as low as —8 C. But frost resistance is not confined to high-mountain species. Even some subtropical species, such as *S. Commersonii, S. Ohrondii* and *S. Henryi* of Uruguay and *S. Millanii* of Argentine, are able to withstand frosts as well as such high-mountain species as *Acau'ia*.

Since the introduction of the potato into cultivation much attention has been devoted by both growers and breeders to the problem of its immunity to numerous and destructive diseases, which time and again have threatened the very existence of the potato. Let us recall, for instance, the epidemic of blight in 1845, causing the famine in Ireland, and the wart disease, which has wrought havoc in many countries. In the struggle against the latter disease breeding has gained the upper hand, and now entire countries, such as England, Germany, and Switzerland, are growing wart-resistant varieties exclusively.

Even greater difficulties have been encountered in combating another enemy of the potato — blight. The potato breeder found wart control possible within the limits of *S. tuberosum*, but the latter and its Chilean relatives proved impotent against blight. Only the introduction of new blood, presumably that of *andigenum*, could give rise to a new type of varieties with increased resistance (the Wohltmann group and others). However, this new type, though more resistant, has a drawback — late maturity. It has not yet been found possible by intervarietal hybridization to create an early variety resistant to blight.

A comparative study of the entire diversity of potato species has shown that some cultivated *andigenum* are more resistant to blight and, even when affected, the incubation period is longer. Many wild species are entirely immune. Immune wild species were first discovered in Mexico, in different taxonomic groups: *Demissa* (*S. demissum, semidemissum*), *Longipedice'lata* (*squamulosum, Antipoviczii* sp. *coll., Vallis Mexici*), *Polyadenia, Pinnatisecta* (*S. coyoacanum*), *Bulbocastana*. In 1934 Sidorov and Yakovleva established a certain amount of immunity in the group *Commersoniana*.

A communication from Salaman (1934) stated that O'Conner had discovered in Peru a form «Aya-papa» immune even to he biotypes of *Phytophthora infestans*, to which many resistant hybrids are susceptible, but this «discovery» was presumably based on a *demissum* hybrid being accidentally mistaken for «Aya-papa», a susceptibie form of *S. andigenum*.

The great abundance and diversity of the new initial material opened up a broad field of work for potato breeders. The difficulties involved were no less diverse. Under conditions in the Soviet Union all these wild species either did not form any tubers at all or yielded a practically useless crop, if a handful of tubers the size of haselnuts may be called a crop. It was necessary to resort to crosses.

We have not yet succeded in crossing most of the new species, particularly of the groups *Cardiophylla* and *Bulbocastana*, with *S. tuberosum*, due to their being so distinct taxonomically. Triploid species, even those of the group *Longipedice'lata* such as *Va'lis Mexici*, are apparently characterized by complete sterility, both male and female. There remained only the *S. demissum* hexaploids and the diverse tetraploid group, *S. Antipoviczii*. Crosses with these forms, especially with *S. demissum*, were successful. But the F_1 hybrids were quite wortless

both as regards productivity and quality, particularly in view of their long stolons. Resistance to blight, however, did not prove to be linked with any of the negative properties of the wild species, either with long stolons or even with late maturity. By carrying out backrosses with *S. tuberosum*, repeated in subsequent generations, there may be obtained a suitable new variety. In this maner many blightresistant hybrids were produced.

In recent years extensive work with *S. demissum* has been carried on by the Institute of Plant Breeding at Müncheberg (Germany), by such large potato-breeding firm as Kamecke and by R. N. Salaman.

Immunity to powdery scab ((*Spongospora subterranea*), not found among commercial varieties, has, according to preliminary data of Doroshkin, been established in the case of several wild species (e. g., *aracc-papa*), primitive species (*S. mamilliferum, Rybinii, phureja, curtilobum, andigenum* varr *tarmense, funzanum, puca-mama*), and Chilean *ltuberosum* varr *chilotanum, recurvatum, roseum*) and also of some hybrids (e. g. *Antipoviczii, demissum*).

Among *andigenum* there are, apparently, some forms immune to other diseases, such as blackleg (*Bacillus phytophthorus*) and bacterial wilt (*Bacillus solanacearum*). Some wild species and their hybrids are not susceptible to the Colorado-beetle.

Biochemical investigations of the diverse species of potatoes conducted by Prokoshev and his associates have shown the value of various species for breeding work. Despite a considerable range in the content of dry matter in commercial varieties of potatoes (from 15 to 29 per cent and over, based on an analysis of 174 varieties in Leningrad[1], the average content amounting to about 21 per cent), many primitive species have a greater content of dry matter (up to 28. 43 per cent for *S. chaucha* and 27.55 per cent for *S. ajanhuiri*). Wild species always contain a large percentage of dry matter, exceeding that in *tuberosum* in a considerable number of cases and attaining 36.68 per cent in *Vallis Mexici*[2]. In some *demissum*-hybrids the percentage is as much as 34.9, indicating that high content of dry matter is inherited.

Since a higher content of dry matter in the potato, provided it is assimilable as food or fodder, is of great importance, an analysis was made of the interrelations of the constituent parts of the dry matter in wild and primitive forms as compared with commercial varieties. With a percentage of raw protein ranging, among 178 commercial varieties in Leningrad, from 1.29 to 2.65, that of most primitive species and all wild species is over 2.65. Those having the highest percentages are: *phureja* — up to 4.30 per cent; *semidemissum* — 4,53 per cent; *aracc-papa* — 4.68 per cent; and, lastly, *demissum* — 4.91 per cent. A few *andigenum* varieties have even higher percentages.

In evaluating these date, as also in future work, it is necessary to take into account the care with which the samples are chosen and averages taken, since in different tubers of the same variety the quantity of protein may vary widely both as compared with the total fresh

[1] Minimum figures reported from other countries are: 10.66% (East, U. S. A.) and 12% (Tuorila, Finland); maximum: 25% (Stuart), 26% (Remy), 29% (Salaman) and about 36% in exceptional years, according to data of German variety-testing stations,

[2] The reservation should be made that this percentage gives an exaggerated picture of the useful dry matter in wild potatoes, since the skins of the small tubers constitute a much greater proportion of the dry matter and tubers are grown on short day.

weight (from 1.30 to 3.12 per cent, according to East) and as compared with the total dry weight (from 7 to 28 per cent, according to East); also the effect of geographical factors, which sometimes may as much as double the protein content (1.68 to 3.35 per cent, variety Flava in Germany) and of fertilizers.

To summarize our evaluation of the new initial material: many wild and primitive Andean species possess characters of exceptional economic value lacking in commercial varieties, and this is even more true of the Chilean group of species, *Eutuberosa*. Yield, however, as regards the commercial cultivation of potatoes in the USSR and the most part of the world is an attribute only of *S. tuberosum*. Therefore, in order to obtain productive varieties with the new characters, interspecific hybridization with the participation of *tuberosum* is necessary. The possibility is not excluded of creating productive varieties without the participation of *tuberosum* but with that of *andigenum* (e. g., for the Pamirs) and even of some diploid cultivated species.

Interspecific hybridization is the chief method employed to master the new initial material, to build up a new system of potato breeding. We shall cite a few concrete instances of the application of this method.

S. demissum.— This wild potato constituted a basis for the creation of blight-resistant and frost-resistant varieties. It possesses a number of undesirable characters, on account of which it was until recently considered unfit for breeding purposes. It forms tubers only under conditions of a short day, and these tubers are no larger than nuts, have an unpleasant taste, and grow on long stolons, up to a meter in length. The first generation in early crossing experiments produced a very poor crop of small, bad-tasting tubers on long stolons. The question confronted us: is it possible to extract from these hybrids a worth-while variety and by what means? Despite the fact that they differed in chromosome number, crosses with *tuberosum* were usually successful without special difficulty, if *tuberosum* was taken as the pollen parent.

In order to determine whether or not the first generation would be better, if *demissum* were taken as the pollen parent, Kovalenko made the reciprocal cross and got a number of hybrids, which other breeders had not succeeded in doing. Differences in the F_1 from the reciprocal crosses were not revealed.

Nevertheless, Kovalenko, who worked with a large number of combinations, established that the *tuberosum* parent could exert considerable influence on the yield and quality of the first generation hybrids. By conducting special experiments with a large number of varieties, over 150, F_1 hybrids were obtained with a yield of over 3 kg per plant, i. e., as much as 100 per cent of the yield of the commercial variety concerned in the cross.

Obtaining second and subsequent generations involved particular difficulty. In general, it is difficult to secure a series of seed generations in the potato, due to the prevalence of sterility. This sterility is complete, if the *tuberosum* parent is sterile. In case it is fertile, sterility in the F_1 is often caused by the irregular course of the reduction of the 60 chromosomes of the hybrid. The number of seeds in the seed-balls, which are of comparatively rare occurrence, is small.

All this makes it extremely difficult to obtain a large enough F_2 from which to make selections for a new variety, i. e., a hybrid combining blight-resistance with other economically valuable qualities. The securing of subsequent generations is hampered by the same difficulties

Consequently, most breeders have not practised the method of producing a series of successive generations of *demissum* hybrids. An exception is constituted by Salaman and Alsmik, who raised the third and more generations. However, I do not know of an F_3 hybrids of any practical value.

In the F_2, on the other hand, valuable hybrids have been produced by Sidorov.

A more extensively employed method, both here in the USSR and abroad, is that of backcrosses with *tuberosum*. Repeated backcrosses with *tuberosum* are made, from two to four times, usually each time with a different variety. Apparently, the alluring task of creating a definite blight-resistant variety (e. g. blight-resistant Early Rose) is difficult of achievement, since in the process of hybridization and segregation the initial variety undergoes radical changes.

Already, hovever, from double backcrosses with *tuberosum* or among F_2 populations yields have been attained equal to those of the commercial variety concerned in the cross, while the starch content may even exceed that of this variety, amounting in Kovalenko's hybrids to as much as 26 per cent. The high starch content of *demissum* hybrids is due to qualities inherited from *demissum*. Selections are made chiefly from hybrids after triple or quadruple backcrosses with *tuberosum*.

In addition to these two ordinary hybridization schemes, there are also now being employed more complicated schemes, such as that of Salaman and Pushkarev. One of such schemes of especial originality is that of Nechiportchuk and Alsmik, which involves an initial cross between *demissum* and *andigenum*, followed by crossing the F_2 and F_3 hybrids with *tuberosum*. Such triple hybrids gave a high yield, sometimes double that of the Wohltman group, possessed good qualities, and had vines and tubers highly resistant to disease.

Since *demissum* hybrids may also serve as material for the selection of frost-resistant varieties, sometimes in combination with blight resistance, the first results obtained by Soviet breeders permit one to speak of a revolution in potato breeding. The next step in this work is to make large field sowings of these hybrids and to test their resistance by artificially infecting them with various races of *Phytophthora*.

S. Antipoviczii. Considerably less favorable as material for breeding work is the other blight-resistant species, *S. Antipoviczii*, although it seemed at first to be more suitable, since it has the same chromosome number as *tuberosum*. We persisted in this error at first, since it was supported by the opinion of the German taxonomist Bitter, who considered that the direct ancestors of our cultivated potato belonged to the group *Longipedicellata*.

But it was precisely the ill-fated chromosome which proved a stumbling-block in the case of the *Antipoviczii* hybrids. First of all, it turned out that *Antipoviczii*, in contradistinction to *demissum* was exceptionally difficult to cross with *tuberosum*. A further taxonomic analysis of *Antipoviczii* showed that those botanists, like Bitter and later Juzepchuk, had erred in referring *Antipoviczii* to the group *Tuberosa*. This species must be placed in a special group, occupying an intermediate position between *Tuberosa* and *Pinnatisecta* in the former sense, i. e., quite far from *Tuberosa*. This explains the difficulty of crossing *Antipoviczii* with *tuberosum*, though they have the same chromosome number. It is easier to cross it with species having smaller chromosome numbers.

The first generation hybrids were fertile, having in the majority of

cases 72 chromosomes, i. e., double the number of *Antipoviczii* (48 *Ant.*+24 *tub.*) possessed a preponderance of wild-type characters, and preserved these in F_2, F_3, and F_4, acquiring from *tuberosum* a slight increase in productivity. Thus, the first generation, being overburdened with wild-type chromosomes, constituted a step backward for the potato breeder. Since *Antipoviczii* was not taken for breeding work until several years later than *demissum*, the failure as yet to bring out any new varieties is comprehensible. But productive hybrids with a high starch content and resistance to blight have been obtained.

S. acaule. Somewhat analogous to *Antipoviczii*, from the breeder's viewpoint, is *S. acaule*, a wild species characterized by exceptional frost resistance. Taxonomically it is even further removed from *tuberosum*, and is even more difficult to cross with the latter than is *Antipoviczii*, despite having the same chromosome number. Like *Antipoviczii*, it crosses more readily with diploid species of *Tuberosa*. The first generation hybrids are in all cases sterile, possess a preponderance of wild-type characters, and do not form tubers under conditions of a long day. *Acaule* hybrids in subsequent generations or further crosses frequently double their chromosome number. Nikolaeva, and later Dremlyug, found 72-chromosome progeny among the Blagovidova-hybrids, *acaule* × Fürstenkrone, and from backcrosses. In Kovalenko's composite hybrids there were found both the theoretically expected chromosome number—36, in (*acaule* × Fürstenkrone) × (*ajanhuiri* × *goniocalyx* × *Bukasovii*), and the doubled chromosome number, 72, in *acaule* × Fürstenkrone × × (*Rybinii* × *Bukasovii*).

The 72-chromosome hybrids of Kovalenko, when crossed with *tuberosum*, gave 60-chromosome fertile progeny. Among this progeny there were revealed a number of productive hybrids, yielding as much as 2 kg and over per plant. Since these hybrids have proved to be not only frost-resistant but also blight-resistant, although both parents were susceptible to blight, it is necessary to conduct further breeding work with them.

In the foregoing examples of the achievements of interspecific hybridization it is to be noted that the hybrids were from wild species, although we previously mentioned the discovery of eighteen new cultivated species, breeding work with which would seemingly hold promise of quicker and surer success. It turned out, however, that distant hybridization is most effective in the potato. I am confident that it is precisely distant hybridization which will give us new varieties resistant to the Colorado potato-beetle. For this purpose we find of interest, among others, wild species of the group *Commersoniana*, some of which are also frost-resistant.

In developing the work of interspecific hybridization in the potato attention was attracted, first of all, by the cultivated species of South America, which are more productive than the wild species, which are more frequently edible (except the chuño species which are used as food only after freezing and dehydrating).

These South American cultivated species may be divided into four groups, according to their value for breeding purposes: 1) frost-resistant species, 2) early-maturing species, 3) species with a high protein content (*phureja*, *ajanhuiri*, *andigenum* as too many wild species), and 4) the productive species, *andigenum*.

1. Frost-resistant species. Of the three frost-resistant cultivated species only *S. curtilobum* is of interest. The creation of frost-resistant varieties

is technically considerably more complicated than that of blight-resistant varieties. The blight disease progresses both in the field and in case of artificial infection during the course of a prolonged period, which makes it possible to evaluate with comparatively great precision the degree of resistance of the hybrids. The action of frost, on the other hand, is «lightning quick». A few hours of frost is sufficient to kill the potato plant.

The extent of damage caused by frost depends on the severity of the frost (in degrees below 0° C.), its duration (in hours), the humidity of the air, the age of the plant and the amount of hardening to which it has already been subjected. Uneven topography, causing a frost to vary in its severity in different parts of the same field, render it difficult to evaluate the frost resistance of plants in the field. Lastly, a number of frost-resistant species and hybrids are susceptible to blight, which makes it possible to use them in breeding work only in the Far North or in high mountain districts of the South, where *Phytophthora* does not exist.

Under these circumstances the *curtilobum* hybrids take first place with respect to value in breeding for frost resistance. Under conditions in Leningrad Region, however, Kovalenko found that *curtilobum* hybrids showed poor frost resistance, being inferior in this respect to *demissum* hybrids, but they gave a good yield up to 5 kg per plant.

Under certain high-mountain conditions (in the Pamirs, at altitudes exceeding 2.500 meters) even our common potato, which in other parts of the USSR cannot withstand temperatures lower than — 1° C., can resist temperatures as low as — 4° C. or even lower.

2. Early-maturing species. The group of early species consists of diploid and triploid species. Hence the problem arose as to how to utilise them in creating new varieties. The triploids were left aside, since they did not compare favorably with the diploids and were difficult to cross with *tuberosum*. Hybridization work with the diploids involved two kinds of difficulties: 1) sterility and poor crossability of the triploid F_1 obtained; 2) degeneration of F_1 as of all known cultivated triploids. Since diploid species in the potato belt of the Soviet Union have proved poor yielders, and since they were not improved by crosses with other species than *tuberosum*, the latter was chosen as the second partner, this giving the greatest promise of success.

The progeny of the first interspecific crosses utilizing diploid species proved to be poor yielders, but this did not exclude the possibility of obtaining high-yielding hybrids by more complicated crosses with the participation of three species. The yield of a number of hybrids between *S. Rybinii* and *S. phureja* and *tuberosum*, obtained by Veselovsky and later by Sadovnikova, exceeded that of standard varieties. Their susceptibility to blight, however, makes their further utilization in the USSR possible only in northern districts or in mountainous districts of the South.

Cytological analisis of these hybrids gave interesting results, similar to the data obtained by Oppenheimer on *chacoense* × *tuberosum* hybrids. All the earlier investigations of crosses between diploid and tetraploid species (Rybin, Nesterovich, Emme) showed only triploid progeny. But recent investigations of such crosses conducted by Sadovnikova have established the preponderance of 48-chromosome over 36-chromosome hybrids (Ivanovskaya). Many of these hybrids have proved to be fertile. This places breeding work with diploid species in a new light.

In composite hybridization diploid species evidently play an important rôle, as has been shown by the afore mentioned *acaule* hybrids produced by Kovalenko or the *demissum* × Alma × *phureja* hybrids produced by Nechiportchuk.

Diploid species are of significance in a number of other ways. They may be used as an intermediate link in distant hybridization, thus facilitating crosses (e. g. with *acaule* and *Antipoviczii*). They may also play a rôle as pollinators of triploid species and hybrids.

Furthermore, the primitiveness of a number of diploids in the evolutionary process may be linked with their mobility in form-genesis and their ability to produce unreduced gametes, which are more viable in crosses. Since this phenomenon occurs also in other, wild species (*acaule*, *Antipoviczii*), their interspecific hybridization is an abundant source of form-genesis with different «foundations». A second type of form-genesis, involving the appearance of polysomics, is represented by hybrids from species differing in chromosome number.

3. Species with a high protein content.— In the problem of creating varieties with a high protein content diploid species have also played a certain rôle. The first species in which there was revealed a high protein content was diploid *phureja* (Nilov); the second — *ajanhuiri*. Consequently, breeders at first directed their attention to hybridization work with these species. The work of Prokoshev, however, has shown that a number of wild species are superior to them as regards protein content. He has definitely established that certain *andigenum* varieties have the highest protein content. Hence, *andigenum*, which at first was proposed as a bearer of high yield and of high starch content, has acquired value as a bearer of high protein content and even of early maturity (the Khibiny hybrids).

4. *S. andigenum*. In introducing *S. andigenum*, as also all the other new species, into breeding work, we had big competitors, the commercial varieties, which we dared attempt to improve upon. Commercial potato varieties are a product of modern, but nevertheless century-long breeding for yield, starch content, and quality.

The first hybrids, obtained by Nesterovich, proved that as regards yield, they not only were the equal of commercial varieties, but even excelled them. Here I could present a whole display of striking data, showing how *andigenum* hybrids excel intervarietal hybrids in yield. But I am not inclined to vaunt these data, since I consider that intervarietal hybridization in the potato has not outlived its time.

It should be emphasized that breeding methods with *andigenum* have not been elaborated, and all the work so far accomplished has been confined essentially to the F_1 i. e. to the selection of pairs. Hence, these methods are not so well advanced as those with *demissum*, which have been undergoing improvement for a decade or so.

Consequently, although the *demissum* hybrids, providing the blight resistance now of such urgency, has to-day crowded the *andigenum* hybrids from the scene, potato breeding of to-morrow must utilize their high productivity in triple-species crosses.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences techniques
Отделение технических наук

Н. А. ЩИБРЯ

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ *HELIANTHUS* L.

Межвидовая гибридизация применяется, как метод селекционной работы с топинамбуром, с целью получения различных хозяйственно-ценных форм от улучшенного топинамбура до многолетнего подсолнечника. Скрещивая топинамбур (♀) с подсолнечником (♂), автору удалось получить значительное число (около 600) гибридов F_1, из которых многие оказались хозяйственно-ценными формами, как клубненосные силосно-кормовые растения. Они отличаются высокой урожайностью зеленой массы и (некоторые) клубней, обусловливаемой гетерозисом по признакам вегетативных органов, а также иммунитетом к ржавчине, компактным клубневым гнездом и другими ценными признаками.

Немногочисленное потомство, полученное от возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником, дало большое разнообразие форм и приближение их по некоторым признакам к подсолнечнику (выщепление однолетних неклубненосных форм, усиление цветения) при одновременном снижении фертильности.

Кроме топинамбура и подсолнечника, в гибридизацию вовлечены другие многолетние виды *Helianthus*: *H. mollis* Lam; *H. rigidus* Desf. и др.

Опыты по межвидовой гибридизации в роде *Helianthus* в СССР и за границей

Обширный и полиморфный род *Helianthus*, L., по Watson'y ([17]), насчитывающий более 100 видов, представляет значительный интерес с точки зрения применения межвидовой гибридизации. Опыты по скрещиванию между различными видами *Helianthus* производились неоднократно различными исследователями, как Сацыперов ([7]), Плачек, Thellung, Cockerell ([11]), Wagner ([14]). Особенно интересны скрещивания наиболее далеких видов, в частности, однолетних с многолетними. В табл. 1 мы даем сводку известных в литературе межвидовых гибридов *Helianthus* подобного рода, составленную на основании работы Wagner'a ([14]).

В большинстве случаев упомянутые скрещивания преследовали чисто теоретические цели (выяснение скрещиваемости видов, изучение поведения гибридов в смысле наследования признаков), почему все полученные межвидовые гибриды представляли исключительно теоретический интерес, не имея какой-либо практической ценности.

Иной характер имеют работы по межвидовой гибридизации *Helianthus*, предпринятые в последние годы советскими исследователями. Мысль о необходимости таких скрещиваний возникла в СССР прежде всего у селекционеров, ведущих селекционную

Таблица 1

Гибриды между однолетними и многолетними видами *Helianthus*, полученные различными исследователями

Скрещиваемые виды ♀	Скрещиваемые виды ♂	Автор	Год	Примечание
H. decapetalus L.	♃ *H. petiolaris* Nutt.	Cowell	1896	
H. annuus L.	♃ *H. rigidus* Desf.	Thellung	1913	
⊙ » » »	» » »	Sutton	1914	
» » »	» » »	Cockerell	1919	
» » »	♃ *H. decapetalus* L.	»	1917	
» » »	♃ *H. tuberosus* L.	»	1916	Получены «ложные гибриды»
» » »	♃ *H. Subrhomboideus*	»	—	—
⊙ *H. cucumerifolius* T. et G.	♃ *H. tuberosus* L.	Wagner	1932	
	♃ *H. amacrophyllus* Willd	»	1932	
	♃ *H. rigidus* Desf.	»	1932	

работу с топинамбуром, ввиду крайне ограниченного набора ботанических форм, представляемого видом *H. tuberosus* L., совершенно недостаточного для нужд селекционной работы.

Первые в СССР гибриды между видами *Helianthus*, различающимися по циклу развития, были получены в 1933 г. на Майкопской опытной станции Всесоюзного института растениеводства. Это были гибриды между близким к топинамбуру клубненосным видом *H. macrophyllus* Willd (Гелианти) и подсолнечником. В 1934 г. на той же станции получены гибриды между дикой разновидностью топинамбура — *H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock. и подсолнечником. Наконец, в 1935 г. впервые получены в СССР гибриды между культурным топинамбуром и подсолнечником, притом одновременно в трех пунктах: на Майкопской опытной станции ВИР — автором и аспирантом Марченко (5), на Назрановском опорном пункте Института спиртовой промышленности — Шкребтиенко (9), и на Горской зональной станции — Давидовичем (1).

Таблица 2

Число гибридов топинамбура с подсолнечником на Майкопской опытной станции ВИР по годам

Гибридное поколение	1935 г.	1936 г.	1937 г.
F_1	15	70	523
F_2	0	2	32

С этого момента гибридизация топинамбура с подсолнечником становится одним из основных методов селекционной работы с топинамбуром, что вполне нормально, поскольку топинамбур — вегетативно размножаемое растение. Масштаб гибридизации из года в год расширяется, в особенности на Майкопской опытной станции, где рост объема работ виден из цифр следующей табл. 2 [1].

[1] В табл. 2 приводятся только данные о гибридах, полученных автором; в них не включены гибриды, полученные на Майкопской станции аспирантом Марченко, который не дал никаких сведений.

В 1937 г. на Майкопской станции снова произведено большое число скрещиваний между топинамбуром и подсолнечником и их гибридами (более 2000 опыленных соцветий) и получено от них свыше 5000 гибридных семянок, что дает возможность значительно расширить масштаб работы в 1938 г.

Иностранные исследователи скрещивали разнообразные виды *Helianthus*, обычно не имеющие практического значения. Особенно показательны в этом отношении работы Wagner'а ([14]), который из однолетних видов взял в скрещивание не *H. annuus* L., а *H. cucumerifolius* T. et G., хотя располагал материалом по *H. annuus* и даже проводил контрольные скрещивания его с *H. cucumerifolius*, как двух однолетних видов.

Советские селекционеры, преследуя прежде всего практические цели, сосредоточили свое внимание на тех двух видах из рода *Helianthus*, которые одни в этом роде имеют экономическую значимость — на топинамбуре — *H. tuberosus* L. и подсолнечнике — *H. annuus* L., в меньшей мере привлекая прочие виды, могущие представить некоторый практический интерес. Поэтому настоящая статья говорит преимущественно о гибридизации топинамбура с подсолнечником.

Задачи и перспективы гибридизации топинамбура с подсолнечником

Задачи и перспективы гибридизации топинамбура с подсолнечником вначале представлялись в очень общей форме. С одной стороны, предполагалось в случае удачи скрещивания исправить за счет подсолнечника некоторые крупные недостатки топинамбура, в частности, повысить его семенную продуктивность и сократить вегетационный период. С другой стороны, намечалось улучшение подсолнечника за счет иммунитета к ржавчине и устойчивости к заразихе, свойственных топинамбуру. Как более далекая, но весьма заманчивая задача, рисовалось получение многолетнего подсолнечника, дающего продукцию троякого рода — ботву, клубни и семена — и одновременно не поражаемого ржавчиной и заразихой.

В настоящее время, когда мы располагаем довольно значительным материалом от скрещиваний топинамбура с подсолнечником, задачи этого скрещивания могут быть уточнены и представлены в виде схемы, в которую включены типы форм, частью уже полученные при гибридизации, частью ожидаемые (табл. 3).

Таким образом, результаты гибридизации топинамбура с подсолнечником мыслятся в виде создания весьма различных растительных форм, начиная с таких, которые представляют, собственно говоря, улучшенный топинамбур (формы 1—4 нашей схемы), и кончая улучшенными сортами подсолнечника (формы 9 и 10). Собственно многолетний подсолнечник представлен в нашей схеме формами 7—8; многолетний характер их может обусловливаться или наличием зимующих клубней, как у топинамбура, или наличием зимующих прикорневых, вернее, пришейковых почек, наблюдаемых у некоторых гибридов второго поколения. Впрочем, в обоих случаях многолетность этих форм является условной, поскольку они имеют не многолетнюю корневую систему, а лишь зимующие подземные органы и вынуждены ежегодно начинать свой жизненный цикл сызнова.

В отношении способа размножения перечисленные в схеме формы представляют все переходы от исключительно вегетативного до

Таблица 3

Задачи гибридизации топинамбура с подсолнечником (схематическая характеристика получаемых и ожидаемых форм по хозяйственно-биологическим признакам)

Тип растения	№ форм	Урожай			Иммунитет к ржавчине	Устойчивость к заразихе	Долговечность	Способ размножения	Направлен. использования
		клубней	ботвы	семян					
Топинамбурный	1	Высокий или средний	Высокий или средний	Нет	Полный	Полная	♃	Исключительно вегетативно	Силосно-клубневое
	2	Низкий	Высокий	Нет					Силосное
	3	Высокий или средний	Высокий или средний	Низкий			♃	Преимущественно вегетативно	Силосно-клубневое
	4	Низкий	Высокий	Низкий					Силосное
Промежуточный	5	Высокий или средний	Высокий или средний	Средний	Полный	Полная	♃	Вегетативно и семенами	Силосно-клубневое
	6	Низкий	Высокий	Средний			♃		Силосное
	7	Высокий или средний	Высокий или средний	Высокий			♃	Семенами и вегетативно	Силосно-масличноклубневое
	8	Низкий или только прикорн. почки	Высокий или средний	Высокий			♃		Силосно-масличное
Подсолнечниковый	9	Нет	Высокий	Высокий	Полный	Полная	♃	Исключительно семенами	Силосно-масличное
	10	Нет	Средний	Высокий			♃		Масличное

исключительно семенного размножения. Различные соотношения отдельных компонентов урожая — клубней, ботвы и семян — определяют разнообразнейшие направления в хозяйственном использовании продуктов гибридизации: силосно-клубневое, силосное, масличное и различные их комбинации.

Материал и методика

При скрещивании топинамбура с подсолнечником на Майкопской опытной станции ВИР использованы различные ботанические формы этих видов. Так, помимо упомянутой уже дикой разновидности топинамбура — *H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock., в скрещивание с подсолнечником вовлечены наиболее известные культурные разновидности топинамбура: v. *albus* Cock. (белый топинамбур) и v. *purpureus* Cock. (красный топинамбур), а, кроме того, некоторые сеянцы, полученные в результате селекционной работы с топинамбуром на Майкопской станции. Наибольшее количество скрещиваний произведено с сортом белого топинамбура — Белый улучшенный (Blanc amélioré) Vilmorin'a (фиг. 1). Характерными особенностями всех этих форм, имеющими значение при гибридизации. являются их позднее цветение (конец сентября в естественных условиях Северного Кавказа), а также

низкая фертильность, колеблющаяся около 1% от полной семенной продуктивности; несколько отличаются в этом отношении селекционные номера (например, сеянец 33—1518а, семенная продуктивность которого значительно выше — до 20% от полной).

Фиг. 1. — Топинамбур Белый улучшенный

Фиг. 2.—Подсолнечник бестычинковый

Из форм подсолнечника в скрещивания взяты так называемый бестычинковый подсолнечник, а также сорта масличного и силосного подсолнечников. Бестычинковый подсолнечник (фиг. 2) относится к группе полукультурных декоративных мелкосемянных подсолнечников; он был выделен Купцовым (3) из образца № 740 группы масличных ВИР (происхождение — Бенарес) и отличается той особенностью, что ежегодно выщепляет часть растений с однополыми женскими цветами. Эта особенность делает бестычинковый подсолнечник весьма удобным объектом для скрещивания в качестве материнского растения, исключая необходимость кастрации; однако такие скрещивания автору удалось впервые провести в 1937 г., до

тех же пор бестычинковый подсолнечник входил в скрещивания, как отцовская форма. Из сортов масличного подсолнечника для скрещивания брался преимущественно селекционный сорт Краснодарской станции под № 1975. Из силосных подсолнечников применялся сорт «Гигант» группы масличных ВИР под № 549.

Как топинамбур, так и подсолнечник являются перекрестноопылителями, и поэтому у них следует ожидать большей или меньшей степени гетерозиготности. Однако у сортов подсолнечника, входивших в скрещивания, гетерозиготность невелика, повидимому, благодаря проделанной над ними селекционной работе, и по основным признакам, определяющим общий габитус растения, сорта подсолнечника представляют довольно выравненный материал. Вопреки ожиданиям, то же приходится сказать и относительно форм топинамбура, которые никакой селекционной работе не подвергались и, тем не менее, при семенном размножении (семенами, полученными от опыления в пределах клона) дают очень выравненное потомство, во всяком случае по основным морфологическим признакам; расщепление идет по признакам второстепенным.

Цитологические исследования топинамбура и подсолнечника были проведены Прозиной ([6]), Рыбиным, Маковецким ([4]), Wagner'ом ([14]), Kostoff'ом ([12]) и показали, что *H. annuus* имеет диплоидное число хромосом $2n = 34$, а *H. tuberosus* — $2n = 102$. Это дает основание рассматривать топинамбур, как гексаплоидную форму при основном геноме в 17 хромосом, тогда как подсолнечник является нормальным диплоидом.

Помимо затруднений общего порядка, имеющих место при отдаленной гибридизации, при скрещивании топинамбура с подсолнечником встречаются некоторые специфические трудности. Такова отмеченная выше низкая фертильность топинамбура, которая зависит от двух основных причин. Одна из них заключается в том, что топинамбур в естественных условиях зацветает слишком поздно — в конце сентября, когда пониженная температура воздуха оказывает отрицательное влияние на нормальный ход редукционного деления и тем самым снижает фертильность. Но еще более важное значение имеет вторая, более глубокая причина, лежащая в цитогенетических особенностях топинамбура. Изучая его редукционное деление, D. Kostoff ([12]) обнаружил целый ряд аномалий, в частности, образование поливалентов, характерных для отдаленных гибридов, на основании чего он пришел к заключению, что топинамбур сам является гибридом каких-то двух видов *Helianthus*; этим же объясняется его гексаплоидная природа.

Большой помехой при гибридизации является разновременность цветения — у топинамбура в конце сентября, у подсолнечника — в июле. Однако это затруднение преодолевается весьма успешно применением фотопериодического воздействия в виде укорочения дневного освещения. Этот прием ускоряет развитие и цветение топинамбура на срок до двух месяцев, передвигая основную часть цветения на август месяц, и дает возможность при одновременном применении более позднего посева подсолнечника успешно провести гибридизацию в течение августа и первой половины сентября. В то же время перенесение цветения топинамбура на более теплый период устраняет указанную выше первую причину низкой фертильности топинамбура — действие низких осенних температур — и повышает его семенную продуктивность в несколько раз. Благодаря высокой

чувствительности топинамбура к световому фактору (в наших опытах изменение светового режима в течение всего лишь одного дня уже вызывало ускорение развития), техника фотопериодического воздействия на топинамбур на Майкопской станции в настоящее время сильно упрощена и сводится к затемнению световыми изоляторами (из мульч-бумаги или другого светонепроницаемого материала) одних верхушек растений с 5 развитыми листьями, причем снизу изоляторы ничем не закрываются, и свет под них свободно проникает; затемнение начинается в возрасте около 45 дней и продолжается в течение 15—20 дней при длине дня в 10—12 часов.

Во всех произведенных до 1937 г. скрещиваниях топинамбура с подсолнечником материнским растением являлся топинамбур. Учитывая крайне низкую степень автофертильности топинамбура, которая, по данным Wagner'а [15], составляет всего 0.029%, а, по нашим данным, практически сводится к нулю, учитывая также крайнюю затруднительность и трудоемкость кастрации цветов топинамбура (как и других растений из семейства сложноцветных), мы производили скрещивание топинамбура с подсолнечником без предварительной кастрации топинамбура, тем более, что до настоящего времени не существует совершенно надежных способов его кастрации, гарантирующих от возможности самоопыления. Подобное упрощение методики гибридизации дает возможность при незначительном понижении точности работы весьма значительно расширить ее масштаб, что имеет большое значение при отдаленной гибридизации. При искусственном скрещивании топинамбура с подсолнечником, соцветия как материнских, так и отцовских растений предварительно изолировались обычными изоляторами из пергаментной бумаги. Пыльца подсолнечника, собранная с изолированных корзинок, наносилась на рыльца цветов топинамбура при помощи кисточки, перышка или путем прикосновения к соцветию топинамбура срезанной корзинкой подсолнечника. Опыление корзинки топинамбура, цветение которой растягивается на 6—7 дней, повторялось обычно два раза, с интервалом в 2—3 дня.

Практика селекционной работы с топинамбуром на Майкопской станции показала возможность еще большего упрощения техники гибридизации топинамбура с подсолнечником, в виде применения свободного опыления топинамбура подсолнечником. Для этого топинамбур высаживается рядом с подсолнечником, применяемым в качестве отцовского растения, на пространственно-изолированном участке (во избежание заноса пыльцы с других сортов подсолнечника), и указанными выше приемами достигается их одновременное цветение. Опыление топинамбура в этом случае производится насекомыми, главным образом, пчелами.

Результаты подобной гибридизации приведены в табл. 4.

Как видно из этой таблицы, искусственное скрещивание (семьи 1 и 2), хотя и без применения кастрации, дало 100%-ную гибридизацию с подсолнечником. Семья 3 выращена из семян, полученных от 100 растений топинамбура Белого улучшенного, которые были высажены в 1936 г. среди массива силосного подсолнечника, площадью в 2 га; как видим, все сеянцы этой семьи оказались на 100% гибридами с подсолнечником, и нет ни одного случая самоопыления топинамбура. Семьи 4 и 5 были получены от топинамбура, высаженного на участках, на которых подсолнечник рядом даже не высевался, и топинамбур в этом случае опылялся пыльцой подсол-

Таблица 4

Результаты искусственной и естественной гибридизации топинамбура с подсолнечником

(Майкопская опытная станция ВИР, 1937 г.)

Название семьи	Способ скрещивания	Число растений в F_1	Проц. гибридов с подсолнечником в F_1	Примечание
1. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник бестычинковый	Искусственный	91	100	
2. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник силосный	Искусственный	13	100	
3. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник силосный	Естественное опыление	81	100	
4. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник (неизвестный сорт)	Естественное опыление	195	90.3	Посадка на изолированных участках
5. Топинамбур красный обыкновенный × подсолнечник (неизвестный сорт)	Естественное опыление	68	89.7	
6. Сеянец топинамбура № 33—1518а × подсолнечник (неизвестный сорт)	Естественное опыление	75	13.3	Посадка на изолированном участке в лесу

нечника с хозяйственных посевов, расположенных на более или менее значительном расстоянии. Тем не менее сеянцы этих семей оказались в среднем на 90% гибридами с подсолнечником. Остальные сеянцы представляли результат самоопыления или гибридизации с другими формами топинамбура (например, v. *purpurellus* Cock.) и другими многолетними видами (как *H. macrophyllus* Wil'd), росшими на значительном расстоянии от изолированных участков (до 1 км). Наконец, даже в том случае, когда изолированный участок был расположен в лесу на еще более значительном расстоянии от посевов подсолнечника (семья 6), все же 13.3% растений, полученных от росшего на этом участке сеянца топинамбура № 33—1518а, оказались естественными гибридами с подсолнечником.

Приведенные примеры указывают на легкость скрещивания топинамбура с подсолнечником в естественных условиях и свидетельствуют о возможности применения естественного опыления топинамбура подсолнечником при условии хорошей пространственной изоляции обеих скрещиваемых форм. Во всяком случае этот прием дает возможность еще большего расширения масштаба работ по гибридизации топинамбура с подсолнечником, чем скрещивание без кастрации.

Скрещиваемость топинамбура с другими формами *Helianthus* L.

На основании большого числа скрещиваний, проведенных на Майкопской опытной станции, можно установить такую картину скрещиваемости топинамбура с различными формами *Helianthus* (табл. 5). При наиболее близких скрещиваниях в пределах одного

Таблица 5

Результаты скрещивания культурного топинамбура с различными формами *Helianthus* на Майкопской опытной станции ВИР (1935—1937 гг.)

Показатели скрещиваемости	Отцовские формы				
	та же форма культурного топинамбура	другие формы культурного топинамбура	*H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock.	*H. macrophyllus* Willd	подсолнечник
Число опыленных соцветий	281	1 065	142	182	1 065
% соцветий, давших семена	0	4.5	44.4	40.1	66.0
Среднее число семянок на одно соцветие	0	0.1	1.3	1.5	4.0

сорта культурного топинамбура (белого или красного) обычно не получается семян. При скрещиваниях между сортами, относящимися к различным разновидностям, плодоношение несколько повышается, но обычно число корзинок, завязывающих семена, не превышает нескольких процентов, а число завязавшихся семянок на одну опыленную корзинку измеряется долями единицы. При скрещивании культурных разновидностей топинамбура с дикими (*H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock.) и с другими клубненосными видами (*H. macrophyllus* Willd), до 40% корзинок завязывают семена, число коих на одну опыленную корзинку составляет в среднем более одного. Наконец, вопреки всяким ожиданиям, наилучшие результаты получаются при скрещивании наиболее отдаленных форм — топинамбура и подсолнечника; в этом случае до 90%, а иногда даже все 100% опыленных корзинок завязывают семена, урожай же на одну опыленную корзинку в среднем по комбинациям доходит до 7 семянок при наибольшем числе на одну корзинку до 24 семянок.

В 1937 г. было опылено пыльцей подсолнечника 1 065 корзинок топинамбура разных сортов, из коих 66% оказались с семенами и дали в среднем 4 семянки на одну опыленную корзинку.

Такое парадоксальное явление — более легкой скрещиваемости наиболее далеких форм, — повидимому, объясняется, с одной стороны, генетической близостью даже таких далеких форм, как топинамбур и подсолнечник, а с другой — качеством пыльцы. Тогда как у культурных разновидностей топинамбура почти вся пыльца является абортивной, у подсолнечников она на 100% жизнеспособна.

Первое гибридное поколение от скрещивания топинамбура с подсолнечником

Первое гибридное поколение от скрещивания топинамбура с подсолнечником прежде всего отличается большим разнообразием и отсутствием выравненности как по общему габитусу, так и по отдельным признакам. Примером может служить такой резко выраженный признак, как антоциановый пигмент стебля. У топинамбура Белого улучшенного стебель интенсивно окрашен антоциановым пигментом в густой красновато-коричневый цвет; стебель подсолнечника бестычинкового совершенно лишен антоцианового пигмента. Гибриды же F_1 между этими двумя формами представляют в отношении окраски стебля как повторение родительских форм, так и всевозможные переходы между ними. Такая же картина наблюдается в отношении большинства признаков надземной и подземной части. В результате этого в любой комбинации культурного топинамбура с подсолнечником буквально невозможно найти два подобных друг другу гибрида, хотя бы по основным признакам, определяющим общий габитус растения.

По общему габитусу надземной части F_1 можно грубо разбить на три больших группы: а) растения топинамбурного (материнского) типа, б) растения подсолнечникового (отцовского) типа и в) растения промежуточные (фиг. 3—5).

Для топинамбурного типа характерны обильное ветвление, густая облиственность, мелких и средних размеров листья, нетолстый, как у топинамбура, стебель, некрупные соцветия. Гибриды подсолнечниковой группы характеризуются крупными листьями и толстым стеблем, слабым ветвлением или полным его отсутствием и сравнительно крупными корзинками.

Соотношение этих групп в различных комбинациях неодинаково. Как видно из табл. 6, скрещивание с бестычинковым подсолнечником дает большой процент гибридов топинамбурного типа, тогда как опыление силосным подсолнечником значительно повышает процент гибридов подсолнечникового типа.

Подобная разбивка на группы или типы, конечно, условна и может служить только для хозяйственной характеристики гибридов, так как, в сущности говоря, по большинству признаков (надземной части) первое гибридное поколение имеет промежуточный характер.

Как видно из табл. 6, значительная часть гибридов, притом более или менее одинаковая в различных комбинациях,— около 30—40%, представляет растения, отличающиеся мощным развитием надземной части и превосходящие по общей мощности развития обоих родителей. В то же время во всех комбинациях наблюдается небольшой процент слабо развитых гибридов, уступающих по общему развитию обоим родительским формам, т. е. скрещивание топинамбура с подсолнечником повышает изменчивость исходных форм в отношении общего развития.

По основному признаку, отличающему родительские формы, т. е. многолетнему-однолетнему циклу развития, обусловливаемому наличием клубней у топинамбура и отсутствием их у подсолнечника, наблюдается картина почти полного доминирования способности к клубнеобразованию. Из 600 примерно гибридов топинамбура с подсолнечником, выращенных на Майкопской опытной станции в течение 1935—1937 гг., отмечено всего несколько растений без

Таблица 6

Краткая характеристика гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник по основным признакам (Майкопская опытная станция ВИР, 1936 г.)

Название комбинаций	процент гибридов								
	топинамбурного типа	подсолнечникового типа	крупнее родителей	меньше родителей	клубненосных	с компактн. клубн. гнездом	цветущих	фертильных	поражаемых ржавчиной
1. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник бестычинковый	79.3	6.6	29.6	6.6	100.0	76.8	99.0	9.9	0.0
2. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник силосный . . .	45.5	45.5	36.4	18.2	100.0	81.8	100.0	9.0	0.0
3. То же (естественное опыление)	27.4	53.5	41.8	11.4	98.8	80.0	100.0	4.0	0.0
4. Топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник (неизвестный) .	29.8	45.3	46.0	9.2	99.4	50.3	99.4	12.1	0.0
5. Топинамбур красный обыкновенный × подсолнечник (неизвестный)	34.4	42.6	33.9	17.7	100.0	66.1	100	18.7	0.0
6. Сеянец № 33-1518а × × подсолнечник (неизвестный)	45.5	45.5	36.4	18.2	100.0	60.0	100.0	70.0	0.0

клубней, да и то возможно, что часть из них не образовала клубней, не в силу генетических причин, а вследствие неблагоприятных внешних условий для их роста и развития, так как неклубненосные гибриды всегда представляют слабые, недоразвитые растения.

Будучи в большинстве своем нормально развитыми растениями, гибриды топинамбура с подсолнечником за весьма малыми исключениями цветут, притом большинство цветет значительно обильнее топинамбура. Однако фертильность в общем очень низка. Как видно из табл. 6, в большинстве комбинаций процент фертильных растений колеблется от 4 до 18.7% и лишь в последней комбинации он резко повышается, достигая 70% от общего числа гибридов этой комбинации. Причиной такого повышения фертильности является то, что материнским растением в этой комбинации был сеянец 33-1518а, который сам отличается относительно высокой фертильностью.

Однако семенная продуктивность фертильных образцов очень низка и колеблется от долей процента до нескольких процентов от полной семенной продуктивности. Из 600 примерно гибридов, выращенных на Майкопской станции, только у двух наблюдалась относительно высокая семенная продуктивность, составлявшая в одном случае 6.5 и в другом 13 семянок в среднем на одну корзинку (при учете по 100 корзинок с каждого гибрида). У обоих гибридов материнские формы отличаются относительно высокой семенной продуктивностью. Однако и в этом случае до полной семенной продуктивности еще далеко.

Фиг. 3.—Гибрид E_1 топинамбурм с подсолнечником материнского (топинамбур) типа

Фиг. 4.—Гибрид F_1 топинамбура с подсолнечником отцовского (подсолнечник) типа

Следовательно, на основании имеющихся данных можно сказать, что скрещивание с подсолнечником не повышает в F_1 семенной продуктивности топинамбура или повышает в очень слабой степени.

Наконец, очень характерным для гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник является полное доминирование иммунитета к ржавчине, свойственного топинамбуру. Не только в комбинациях табл. 6, но и вообще ни на одном из выращенных на Майкопской станции гибридов с подсолнечником не наблюдалось поражения ржавчиной даже в самой слабой степени, тогда как рядом росший в тех же условиях подсолнечник всегда более или менее сильно поражается ржавчиной.

Таким образом, в F_1 от скрещивания топинамбура с подсолнечником можно считать установленным доминирование двух материнских признаков — способности к клубнеобразованию и иммунитета к ржавчине. Прочие признаки наследуются по промежуточному типу или, как далее увидим, по типу гетерозиса.

Фиг. 5.—Гибрид F_1 топинамбура с подсолнечником промежуточного типа

Рассмотренный комплекс основных признаков надземной части достаточно четко характеризует гибриды F_1 топинамбур × подсолнечник и позволяет безошибочно отличать их, особенно в пору полного развития — в состоянии цветения — от прочих сеянцев топинамбура.

Проведенное в небольшом масштабе цитологическое изучение гибридов F_1 (Мамулашвили) показало, что соматические клетки всех исследованных растений содержат по 68 хромосом или около этого, т. е. диплоидное число хромосом гибридов равно сумме гаплоидных чисел хромосом родителей ($51 + 17 = 68$). Более детальное цитологическое изучение гибридов, в частности, изучение морфологии хромосом, крайне затрудняется большим числом хромосом и потому до сих пор не проведено.

При изучении гибридов F_1 топинамбур $\times$ подсолнечник по отдельным признакам удобно разбить последние на три группы: а) признаки генеративных органов; б) признаки надземной вегетативной части и в) признаки подземной клубневой части. Каждая из указанных групп признаков имеет различный характер наследования.

Первая группа — признаки генеративных органов — характеризуется промежуточным наследованием. Это относится к размерам соцветий (диаметр соцветия, число язычковых и трубчатых цветов) и к размерам отдельных цветов и семянок, что видно из табл. 7. Исключением из этого правила является наследование числа соцветий, поскольку многие гибриды, особенно топинамбурного типа, имеют число соцветий, превышающее число их у обоих родителей.

Таблица 7

Характеристика гибридов F_1 комбинаций топинамбура Белый улучшенный $\times$ подсолнечник бестычинковый и родительских форм по признакам генеративных органов

Название образца	Число соцветий на 1 растение	Диаметр соцветия в см		Число цветов в соцветии		Длина цветка в мм		Длина семянки в мм	Вес семянки в мг
		с язычков. цвет.	без язычков. цвет.	язычковых	трубчатых	язычковых	трубчатых		
Топинамбур Белый улучшенный	6.4	9.4	1.7	12.8	90.4	41.4	6.6	5.7	8.8
Гибриды F_1 топинамбура Белого улучшенного с подсолнечником бестычинковым № 42-1	45.7	14.0	2.7	15.0	118.5	61.2	8.0	6.3	18.3
№ 42-2	27.8	9.1	2.3	12.4	94.6	37.1	6.7	—	—
№ 42-4	—	12.7	3.4	19.2	187.2	49.9	7.4	—	—
№ 42-5	—	10.7	2.5	14.1	121.3	43.1	7.2	—	—
№ 42-13	24.9	10.9	1.9	14.0	95.3	48.0	6.9	5.7	10.7
№ 42-14	23.1	10.7	2.2	17.5	144.4	44.9	6.8	—	—
№ 42-15	—	10.6	2.5	18.5	137.0	45.3	7.1	6.3	10.0
№ 43-1	46.2	11.4	2.3	15.4	132.6	49.8	7.3	—	—
№ 43-3	—	10.7	2.9	19.1	156.8	42.5	6.9	5.7	8.5
№ 43-5	25.9	11.0	2.8	17.7	128.9	45.3	7.8	—	—
Подсолнечник бестычинковый	16.7	14.5	5.2	29.7	483.4	51.7	8.0	7.3	31.6

Длина вегетационного периода, определяемая временем цветения, наследуется также по промежуточному типу. Подсолнечник зацветает в июле, топинамбур — в конце сентября, основная же масса

гибридов F_1 зацветает в первые две декады сентября, небольшая часть — в августе и некоторые — одновременно с топинамбуром или даже немного позднее. Кроме этих сроков нормального цветения, наблюдаются случаи, когда отдельные стебли гибридов, отросшие от зимовавших в почве клубней, зацветают очень рано — в начале июня, т. е. до начала цветения подсолнечника, причем такие стебли не достигают нормального развития, а остаются низкорослыми.

Признаки надземной вегетативной части растения, в частности, количественные признаки, наследуются по типу гетерозиса, что видно из табл. 8.

Таблица 8

Характеристика гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник и родительских форм по некоторым признакам надземной вегетативной части (Майкопская опытная станция ВИР, 1936 г.)

Название образца	Высота стебля в см	Толщина стебля при основании в мм	Число листьев на главном стебле	Облиственность на 1 см длины стебля
	(среднее по 10 растениям)			
Топинамбур Белый улучшенный	306	23	70	0.23
Гибриды топинамбура Белого улучшенного с подсолнечником бестычинковым № 42-1	420	27	90	0.21
№ 42-2	346	25	130	0.38
№ 42-4	360	29	118	0.33
№ 42-13	324	25	104	0.32
№ 43-5	359	34	131	0.36
Подсолнечник бестычинковый	164	24	40	0.24

Примечание. Площадь питания — 100 × 100 см.

Картина, приведенная в табл. 8 для комбинации топинамбур Белый улучшенный × подсолнечник бестычинковый, повторяется и в других комбинациях. Значительное число гибридов в них по таким признакам, как высота стебля, толщина стебля, число листьев, превосходит обоих родителей. При этом большее, чем у родителей, число листьев является не простым следствием большой высоты стебля, а, как показано в табл. 8, связано с более густой облиственностью (на единицу длины стебля). Гетерозисом по признакам вегетативной части объясняется мощное развитие гибридов, которое обусловливает их практическую ценность.

Прочие признаки вегетативной части, не поддающиеся количественному учету, наследуются различным образом. Так, опушение стебля большинства гибридов—материнского типа или близко к нему; окраска (пигментация), как мы уже видели, представляет большое разнообразие. Для листьев гибридов характерно доминирование материнского типа основания листовой пластинки. У топинамбура две нижние, наиболее крупные боковые жилки окаймлены полоской мезофилла, которая далее переходит в окрыление черешка. У подсол-

нечника черешок совершенно не окрылен, и нижние жилки не окаймлены. У гибридов же F_1 жилки всегда окаймлены полоской мезофилла, ширина которой сильно варииирует у отдельных гибридов, как и степень окрыления черешка.

Благодаря этому мелкому признаку листья гибридов топинамбура с подсолнечником всегда легко отличимы от листьев подсолнечника, хотя по размерам и форме они зачастую с первого взгляда могут быть приняты за листья подсолнечника. Форма листа и относительные размеры его частей представляют у гибридов большое разнообразие.

Подземная клубневая часть гибридов характеризуется различными новообразованиями. Поскольку один из родителей не имеет клубней, можно ожидать, что клубненосные гибриды будут подобны по признакам клубней клубненосному родителю. Однако клубни гибридов лишь напоминают в общих чертах клубни топинамбура, отнюдь не повторяя их.

Фиг. 6.—Клубень гибрида F_1, топинамбура с подсолнечником (3/4 натур. величины)

Основной морфологической особенностью клубней гибридов является сильное развитие глазков, в частности, верхушечной почки, а также крайне неправильная форма, обусловливаемая разрастанием глазков и образованием укороченных, утолщенных ветвей не только первого, но и второго порядка (фиг. 6).

Такое разрастание глазков связано с увеличением размеров клубней гибридов, которые иногда достигают веса в 1 кг. Крайняя неправильность формы клубней гибридов еще усугубляется тем, что на них иногда бывают более или менее многочисленные придаточные корешки, подобные таковым у топинамбура, сильно затрудняющие извлечение клубней из почвы.

Другая важная практическая особенность клубневой части гибридов — компактное расположение клубней в гнезде и мелкое залегание их в почве, обусловливаемое сокращением длины столонов (фиг. 7). Из табл. 6 видно, что в различных комбинациях процент гибридов с компактным клубневым гнездом обычно выше 50, тогда как родительские формы не обладают компактным гнездом. Практическое значение компактного расположения клубней в гнезде заключается в том, что оно обеспечивает более легкую механизированную и более полную уборку клубней, что снижает засоряемость поля, столь характерную для топинамбура. Следует, впрочем, отметить, что у многих гибридов F_1 компактность клубневого гнезда может представлять даже отрицательный признак (так называемая вредная компактность), поскольку весьма плотно приросшие к основанию стебля клубни отделяются с большим трудом, особенно при окружающей их мощной корневой системе, и все это может создать не меньшие затруднения для механизированной уборки, чем

раскидистое клубневое гнездо. Однако наблюдающееся по этому признаку вариирование дает основание рассчитывать на получение форм, совмещающих достаточно компактное клубневое гнездо с рыхлым расположением клубней в гнезде.

Третья особенность клубней гибридов F_1 заключается в способности их к раннему прорастанию. Уже осенью, к моменту уборки, у значительной части гибридов начинается развитие верхушечной почки в зеленый побег (чего никогда не наблюдается у топинамбура), а весной благодаря этому всходы гибридов появляются дней на 10—12 ранее всходов топинамбура. Последнее обстоятельство может быть весьма ценным для северных районов, удлиняя вегетационный период гибридов и тем косвенно повышая их продуктивность.

Фиг. 7.—Клубневое гнездо гибрида F_1, топинамбура с подсолнечником

Гибриды белого топинамбура с подсолнечником всегда имеют клубни белой окраски. При скрещивании же красного топинамбура с подсолнечником в F_1 происходит расщепление по окраске клубней на белые и розовые, подобно тому, как это бывает и при скрещиваниях красного топинамбура с другими формами.

Подавляющее большинство гибридов имеет неудовлетворительную в практическом отношении клубневую часть. Однако, ввиду значительного вариирования по признакам клубней, вполне вероятно получение гибридов с клубнями хорошего качества в смысле их правильности, размеров и расположения в гнезде. В 1937 г. обнаружен гибрид № 58-6 в комбинации Белый улучшенный $\times$ подсолнечник бестычинковый, отличающийся крупными клубнями правильной формы.

Что же касается урожая клубней у гибридов F_1, то в этом отношении наблюдается сильное вариирование от весьма низких урожаев, всего из нескольких клубней под кустом, до высоких урожаев, превосходящих урожай клубней топинамбура; но обычно урожайность гибридов по клубням ниже урожайности топинамбура.

Таким образом, способность к клубнеобразованию передается от топинамбура гибридам не в неизменном виде, а претерпевает крупные изменения, вступая при гибридизации во взаимодействие с наследственным основанием подсолнечника.

Это приводит к предположению, что способность к образованию клубней является конечным результатом целого ряда физиологических особенностей организма, касающихся, повидимому, передвижения и отложения питательных веществ, а эти особенности, конечно, свойственны и неклубненосному подсолнечнику.

Межвидовые гибриды часто отличаются по сравнению с родительскими формами повышенной способностью к мутационным и прочим изменениям наследственного порядка. Целый ряд изменений типа соматических мутаций отмечен и на гибридах топинамбура с подсолнечником, но наследственность этих изменений как при вегетативном, так и при генеративном размножении еще не проверена. Они затрагивают преимущественно листья и выражаются в полном или частичном альбинизме, пестролистности, а также в изменениях формы листа и поверхности листовой пластинки, дающих в результате ненормально удлиненные или изрезанные листья с сильно гофрированными мозаичными пластинками, чего никогда не наблюдалось у топинамбура (фиг. 8). Довольно часто встречается фасциация соцветий и соседних с ними участков стеблей и ветвей, причем это явление обычно обнаруживается после фотопериодического воздействия (затемнения). В соцветиях гибридов часты аномалии в виде трехлопастных и даже четырехлопастных рылец, вместо нормальных двухлопастных, и в виде изменений редуцированных чашелистиков, которые, вместо обычного вида острых бесцветных пленочек, превращаются в узкие пластинки желтого цвета, напоминающие строением язычковые цветы.

Фиг. 8. — Аномалия листьев у гибрида F_1, топинамбура с подсолнечником

Все отмеченные изменения, наблюдаемые у гибридов топинамбура с подсолнечником, не представляют какой-либо практической ценности.

Хозяйственная оценка гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник

Практическая ценность полученных гибридов F_1 обусловливается отмеченным выше мощным развитием надземной части, которое является следствием гетерозиса. Сравнительное испытание ряда клонов гибридов F_1 1935 и 1936 гг., проведенное в 1937 г. на Майкопской станции, показало высокую их урожайность по ботве, а некоторых гибридов—также и по клубням. Испытание было проведено на малых делянках (10 и 20 учетных растений) при площади питания 100×50 см на обычном агротехническом фоне, без применения каких-либо удобрений; для сравнения через каждые четыре делянки высажен топинамбур Белый киевский, наиболее урожайный из всех из-

вестных сортов топинамбура (он немного превосходит по урожайности материнскую форму гибридов Белый улучшенный). Данные этого испытания приведены в табл. 9.

Таблица 9

Урожайность гибридов топинамбура белого улучшенного с подсолнечником на Майкопской опытной станции ВИР в 1937 г.

№ по порядку	№ гибридов	Год получения гибрида	Отцовская форма подсолнечника	Урожай ботвы		Урожай клубн.		Компактность клубневого гнезда, в % от общ. урожая клубней
				на один куст в кг	в % от Белого киевского	на один куст в кг	в % от Белого киевского	
1	43-5	1935	Бестычинковый	2.78	339	1.71	139	98
2	70-1	1936	Неизвестный (естеств. гибрид) .	2.12	258	1.64	133	88
3	42-4	1935	Бестычинковый	2.11	258	1.11	90	100
4	69-9	1936	Неизвестный (естеств. гибрид) .	2.00	244	0.83	67	100
5	69-21	1936	Неизвестный (естеств. гибрид) .	1.62	198	1.30	106	97
6	42-13	1935	Бестычинковый	1.56	190	1.53	124	94
7	42-2	1935	Бестычинковый	1.56	190	1.39	113	100
8	69-5	1936	Неизвестный (естеств. гибрид) .	1.54	188	1.14	93	88
9	42-1	1935	Бестычинковый	1.45	177	0.84	68	87
10	69-12	1936	Неизвестный (естеств. гибрид) .	1.35	165	1.01	82	90
11	42-14	1935	Бестычинковый	1.31	160	0.97	87	100
12		—	Белый Киевский	0.82	100	1.23	100	75

В испытании 1937 г. отсутствовал подсолнечник бестычинковый. Но эта мелкорослая форма подсолнечника вообще дает низкий урожай листостебельной массы, который в 1936 г. составлял всего около 70% от урожая ботвы белого топинамбура.

Очень многие гибриды F_1 по сравнению с Белым киевским дают более высокие урожаи ботвы, почему в табл. 9 включены только те из них, урожай ботвы которых составляет не менее 160% от урожая ботвы Белого Киевского (наиболее высокий у гибрида № 43-5—339%). Урожай же клубней гибридов в общем гораздо ниже и для приведенных в табл. 9 номеров дает колебание лишь 68—139% от урожая клубней Белого Киевского. Все же половина гибридов, высокоурожайных по ботве, дает одновременно урожай клубней, превышающий урожай Белого Киевского.

Компактность клубневого гнезда, которая практически измеряется процентом клубней, извлекаемых из почвы без помощи каких-либо орудий, составляет у гибридов 87—100% от общего урожая клубней, тогда как у Белого Киевского она равна всего лишь 75%.

Важно отметить, что в испытании 1937 г. участвовали клоны гибридов 1935 и 1936 гг., и что, следовательно, двухлетнее вегетативное размножение не препятствует получению высоких урожаев.

В очень ограниченном размере хозяйственная оценка гибридов производилась в 1937 г. и в более северных условиях. По сообщению Ленинградской областной опытной станции животноводства (Егоров), некоторые клоны гибридов (№ 42-13) дали урожай зеленой массы на 50% выше Белого Киевского.

Особенно интересные данные получены в Москве на опытном участке Всесоюзной с.-х. выставки, где гибрид № 42-1 дал урожай зеленой массы в 748.9 ц в пересчете на га (данные Осиповой). Столь высокий урожай, необычайный даже для условий Северного Кавказа, получен благодаря применению высокой агротехники и усиленного удобрения. Этот факт указывает на то, что гибриды топинамбура с подсолнечником являются вполне культурными растениями, положительным образом реагирующими на повышение агротехники.

Отмеченные при испытании факты отрицательного порядка — заболевание склеротиниозом и плохая хранимость клубней — требуют изучения возможно большего числа клонов гибридов топинамбура с подсолнечником.

Кроме урожайности, для хозяйственной оценки важным моментом является химический состав. Химические анализы листостебельной массы и клубней гибридов и их родителей, проведенные отчасти биохимической лабораторией Майкопской станции (Гончаренко), отчасти отделом биохимии ВИР (Ермаков), дают весьма интересную картину (табл. 10 и 11).

Таблица 10

Химический состав гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник и родительских форм (по данным биохимической лаборатории Майкопской опытной станции, 1936 г.)

Название образца	Ботва				Клубни		
	сухое вещество	сумма сахаров [1]	белок	клетчатка	сухое вещество	сумма сахаров [1]	белок
	в % на сырое вещество						
Топинамбур Белый улучшенный	31.33	7.53	1.45	5.50	22.14	15.70	1.74
Гибриды F_1 топинамбура Белого улучшенного с подсолнечником бестычинковым № 42-1	30.33	7.65	1.88	9.35	22.46	17.12	2.38
» № 42-4	29.0	6.58	1.74	8.38	21.80	14.93	2.29
» № 42-13	21.67	3.84	1.92	6.56	20.04	11.64	2.18
» № 43-3	31.43	8.02	2.86	6.15	22.02	18.16	3.47
Подсолнечник бестычинковый	21.67	3.74	1.92	7.05	—	—	—
Подсолнечник силосный (для сравнения)	17.33	3.70	1.48	6.22	—	—	—

Из этих таблиц видно, что по химическому составу ботвы и клубней большинство гибридов топинамбура с подсолнечником по всем показателям (сухое вещество, сахара, белки, клетчатка) не уступают родительским формам, а в ряде случаев даже превосходят их. Особенно в этом отношении интересны цифры суммы углеводов в табл. 11 и гибрид № 43-3 (табл. 10), содержащий в ботве и клубнях очень высокий процент белков, значительно превышающий содержание белков у обоих родителей.

Таким образом, при наследовании химического состава в скрещивании топинамбура с подсолнечником наблюдается гетерозис, как и при наследовании признаков вегетативных органов.

Как подсолнечник, так и топинамбур содержат в листьях небольшое количество так называемого мезсекретного каучука. Поэтому

[1] После гидролиза.

Таблица 11

Химический состав листостебельной массы гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник и исходных форм (по данным отдела биохимии ВИР, 1937 г.)

Название образца		Сумма углеводов после гидролиза	Белок	Клетчатка
		в % на сухое вещество		
Топинамбур Белый улучшенный		16.95	15.00	19.76
Гибриды топинамбура Белого улучшенного с подсолнечником бестычинковым	№ 42-1	25.31	11.62	20.00
	№ 42-2	30.14	—	18.80
	№ 42-4	26.53	14.31	21.30
	№ 42-5	—	13.12	20.87
	№ 42-13	17.01	15.12	20.88
	№ 42-14	21.22	—	19.94
	№ 43-5	21.77	12.43	22.64
Подсолнечник бестычинковый		4.56	—	29.14

в листьях гибридов также имеется каучук, содержание которого в отдельных клонах, по данным отдела биохимии ВИР (Диманштейн), колеблется от 0.13 до 0.43% на сухое вещество листьев. Содержание же каучука вместе со смолами доходит до 3.8%.

Приведенные данные об урожайности и химическом составе гибридов F_1 позволяют рассматривать эти гибриды, как новую культуру, дающую высокий урожай зеленой массы на силос, а в отдельных случаях также высокие урожаи клубней. Они соответствуют формам 1-4 намеченной нами вначале схемы (табл. 3), т. е. формам гибридов топинамбурного типа.

Ценность гибридов топинамбура с подсолнечником, как культурного растения, повышается компактным расположением клубней в гнезде, что, с одной стороны, облегчает их уборку, а главное позволяет ставить вопрос о введении гибридов в севооборот, поскольку более полная уборка клубней уменьшает засорение поля стеблями, отрастающими от оставшихся в почве и перезимовавших клубней.

Как силосно-кормовая культура, гибриды топинамбура с подсолнечником, повидимому, будут особенно пригодны для северных районов, где будет иметь положительное значение способность клубней к более раннему прорастанию.

В южных районах, в частности на Северном Кавказе, гибриды топинамбура с подсолнечником, дающие высокие урожаи клубней и вообще представляющие улучшенные формы топинамбура, смогут быть использованы подобно топинамбуру также и для промышленных целей, например, как сырье для спиртовой промышленности. Обладая громадной надземной массой, в которой 50—60% составляют богатые углеводами стебли, гибриды представляют для спиртовой промышленности интерес не только своими клубнями, но также и стеблями, которые могут перерабатываться в спирт. Если опыты Института спиртовой промышленности, ведущиеся в этом направлении над топинамбуром, дадут положительные результаты, то гибриды топинамбура с подсолнечником будут иметь, в силу своей высокой урожайности и большого богатства углеводами, неоспоримое преимущество перед топинамбуром при использовании стеблей на переработку в спирт.

Благоприятное разрешение последней проблемы может оказаться решающим моментом и в вопросе использования гибридов топинамбура с подсолнечником для добывания каучука. При сравнительно низком содержании последнего в листьях подобное использование, как самостоятельное, едва ли будет рентабельным. Но при комбинированном использовании всей листостебельной массы, когда стебли будут перерабатываться в спирт, а листья, являющиеся при этом отходом, будут служить для добывания каучука, последнее может стать вполне экономически целесообразным.

В последнем случае использования ценным свойством гибридов топинамбура с подсолнечником будет иммунитет их к ржавчине, обеспечивающий высокие урожаи листьев.

Все сказанное вынуждает считать гибриды топинамбура с подсолнечником хозяйственно-ценными перспективными растительными формами и делает необходимым скорейшее изучение их и хозяйственную оценку в районах намечаемого хозяйственного использования. При этом, ввиду большой неоднородности первого гибридного поколения, необходимо изучение возможно широкого набора гибридов F_1, получение которых, как мы видели, не представляет особых затруднений.

В дальнейшей работе по получению новых гибридов первого поколения необходимо обратить внимание на улучшение клубневой части гибридов, главным образом в отношении правильности формы клубней, а также на повышение семенной продуктивности, чтобы перейти от гибридов топинамбурного типа, размножающихся только вегетативно, к гибридам промежуточного типа, которые могут размножаться также семенами. Последнее представляет значительные трудности, как это можно видеть на небольшом опыте получения второго гибридного поколения.

Второе гибридное поколение от скрещивания топинамбура с подсолнечником

В 1936 г. с некоторых гибридов F_1 топинамбура с подсолнечником 1935 г. собрано небольшое число семян, и в 1937 г. из них выращено 32 растения второго гибридного поколения. Пять из этих растений получены из семян от возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником, прочие 27 растений выращены из семян от свободного опыления гибридов F_1, высаженных в таких условиях, где они могли самоопыляться или скрещиваться между собой или с обеими родительскими формами. Подлинная природа этих 27 растений выяснилась благодаря скрещиваниям 1937 г. В этом году были произведены искусственные скрещивания между теми же гибридами F_1 (сестринские скрещивания) и возвратные скрещивания их с обоими родителями. Результат получился следующий (табл. 12).

Как видим, и сестринские скрещивания и возвратное скрещивание гибридов F_1 с топинамбуром дали ничтожное плодоношение, тогда как возвратные скрещивания с подсолнечником оказались гораздо более успешными, дав 3% корзинок с семенами при 1.3 семянки в среднем на опыленную корзинку. На основании этого можно с большой степенью вероятности предположить, что все или почти все растения, полученные в 1937 г. из семян от свободного опыления гибридов F_1, представляют не что иное, как результат возвратного скрещивания их с подсолнечником. Поэтому все 32 растения второго

Таблица 12

Результаты сестринских скрещиваний между гибридами F_1 топинамбур × подсолнечник и возвратных скрещиваний (Майкопская опытная станция ВИР, 1937 г.)

Показатели гибридизации	Отцовские формы			Примечание
	гибриды топинамбур×подсолнечник	топинамбур	подсолнечник	
Число опыленных соцветий	417	180	565	Материнскими формами были гибриды F_1 топинамбур × подсолнечник
% соцветий, давших семена	1.0	2.0	31.0	
Число полученных семян	15	33	708	
Среднее число семян на одно соцветие	0.04	0.2	1.3	

гибридного поколения мы в дальнейшем рассматриваем, как одну группу.

Характеристика второго гибридного поколения по основным признакам приведена в табл. 13.

Таблица 13

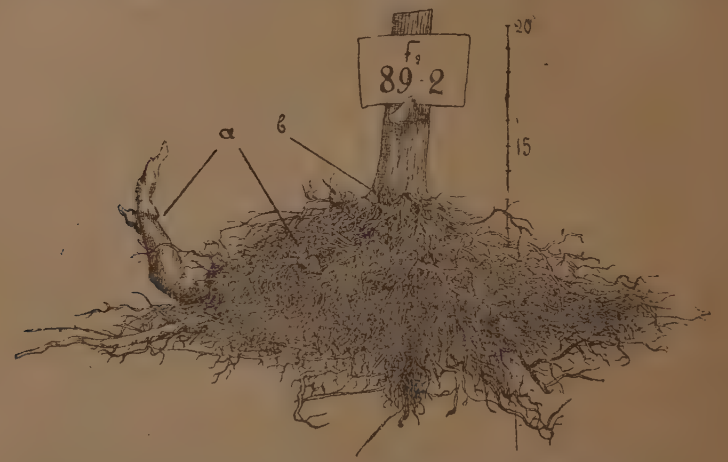
Характеристика потомства от возвратного скрещивания (топинамбур × подсолнечник) × подсолнечник (Майкопская опытная станция ВИР, 1937 г.)

Процентное распределение растений											
по общему габитусу надземной части			по развитию надземной части			по клубнеобразованию					
топинамбурного типа	подсолнечникового типа	оригинального типа	крупных	средних	мелких	с клубнями	с подземн. почками	без клубн. и почек	цветущих	фертильных	пораж. ржавчиной
22	12	66	19	37	44	16	31	53	94	9	0

Как видно из данных этой таблицы, в потомстве от возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником значительно повышается общее разнообразие по признакам надземной части, даже по общему ее габитусу. Кроме форм топинамбурного и подсолнечникового типа, появляются, и притом в значительном количестве, формы оригинальные, небольшая часть коих может быть отнесена к промежуточному типу, но большинство является совершенно новыми формами. Несмотря на то, что возратное скрещивание происходит с подсолнечником, число растений подсолнечникового типа в F_2 резко снижается по сравнению с F_1.

Сильно изменяется характер полученного потомства также в отношении общей мощности развития, гетерозис, столь характерный для F_1, затухает, и число крупных растений снижается, зато в большом количестве появляются растения мелкие и даже недоразвитые карлики.

Еще более резкие изменения претерпевает в F_2 подземная часть растений. Около половины растений оказываются однолетними, без каких-либо зимующих подземных органов, т. е. по признаку многолетность — однолетность происходит расщепление примерно в отношении 1 : 1. При этом многолетняя половина потомства неоднородна: небольшая часть ее образует клубни обычного для топинамбура или для гибридов F_1 типа, хотя в гораздо меньшем количестве, большинство же гибридов образуют не клубни, а более или менее



Фиг. 9. — Подземная часть гибрида F_2 (топинамбур $\times$ подсолнечник) $\times$ подсолнечник: а) — клубень; b) пришейковая почка

развитые подземные, вернее, пришейковые почки (фиг. 9). Такой тип многолетности у топинамбура никогда не наблюдается, но встречается у некоторых многолетних видов *Helianthus*. Урожай клубней у клубненосных растений из F_2 резко снижается, не превышая 100—200 г на растение.

По признакам генеративных органов в потомстве от возвратного скрещивания наблюдается значительный сдвиг в сторону подсолнечника в отношении размеров соцветий и цветов. Диаметр корзинки (без язычковых цветов) достигает часто 5—6 см, а в одном случае даже 11 см. В то же время наблюдается большое разнообразие в отношении формы соцветий, в частности, язычковых цветов (фиг. 10). Приближение к подсолнечнику, кроме увеличения размеров соцветий, выражается также в увеличении числа их на растении. Многие гибриды F_2, покрытые многочисленными крупными и красивыми соцветиями, весьма декоративны.

Однако, несмотря на обильное цветение, фертильность в F_2 не повышается по сравнению с F_1, скорее даже понижается. Если общий процент фертильных растений (9%) примерно таков же, как в F_1, то сбор семян с них значительно ниже, чем в F_1, и лишь

в одном случае наблюдается небольшое повышение урожая семян по сравнению с материнскими растениями, т. е. гибридом F_1.

По длине вегетационного периода в F_2 также наблюдается сдвиг в сторону подсолнечника. Большинство гибридов зацветает в конце августа (F_1 — в сентябре), а в двух случаях наблюдалось начало цветения даже 20 июля.

Фиг. 10.—Соцветия исходных форм—топинамбура и подсолнечника и гибридов: a) топинамбур Белый улучшенный; b)—подсолнечник бестычинковый; c)—гибрид F^1 между a и b; d, e, f—гибриды от возвратного скрещивания с подсолнечником

Из отдельных мелких признаков вегетативных органов особенно характерно поведение основания листа, которое у многих растений оказывается с неокаймленными боковыми жилками и неокрыленным черешком, у других же растений степень окаймления и окрыления сильно уменьшается. Таким образом, здесь также наблюдается приближение к подсолнечнику.

Для общей характеристики потомства от возвратного скрещивания F_1 с подсолнечником надлежит отметить, что иммунитет к ржавчине сохраняется в нем полностью[1].

Проведенное в весьма ограниченном размере в цитологической лаборатории Майкопской опытной станции ВИР (цитолог Аренкова)

[1] В естественных условиях, искусственного же заражения не производилось.

цитологическое изучение некоторых растений обнаружило в соматических клетках их колебание числа хромосом от 40 до 52. Теоретически гибриды при нормальном редукционном делении должны образовать гаметы с 34 хромосомами, которые при опылении подсолнечником (п = 17) должны дать зиготы с 51 хромосомой. Таким образом однократный backcross гибридов F_1 с подсолнечником дает триплоидные формы, которые вообще отличаются пониженной фертильностью, что подтверждается и в данном случае.

Наряду со значительным повышением разнообразия в потомстве от возвратного скрещивания F_1 с подсолнечником, наблюдаются многочисленные аномалии как общего развития, так и отдельных органов (карлики, фасциация стеблей и соцветий, аномалия формы листьев и пр.) Все эти изменения нейтрального или отрицательного порядка.

Отдельные растения из потомства от возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником оказываются весьма интересными. Особенно обращает на себя внимание одно растение из семьи гибрида 43-3 — однолетнее, отличающееся совершенно подсолнечниковым габитусом. Оно имеет крупные листья и толстый, совершенно неветвящийся стебель, на верхушке которого находится крупная единичная шляпка диаметром в 11 см (без язычковых цветов) (фиг. 11). С этого растения получено 9 крупных семянок, не уступающих по размерам семянкам бестычинкового подсолнечника (фиг. 12).

Фиг. 11.—Гибрид F_2 от возвратного скрещивания с подсолнечником. Однолетнее растение типа подсолнечника

Таким образом, потомство от возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником отличается весьма пониженной способностью к клубнеобразованию, общим ослаблением мощности развития и в то же время не дает повышения семенной продуктивности. Вследствие этого среди него нет ни одного растения, которое представляло бы непосредственную практическую ценность для использования в том или ином направлении.

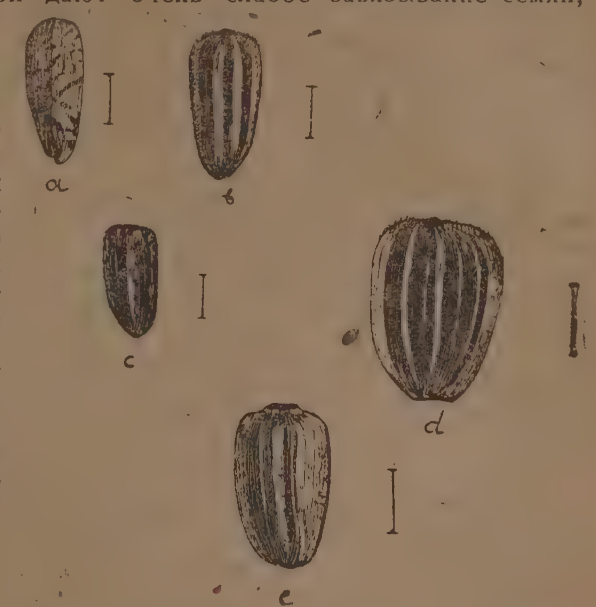
Подобное заключение относительно практической ценности потомства от возвратного скрещивания F_1 с подсолнечником не может, конечно, быть абсолютным, поскольку оно сделано на основании изучения крайне ограниченного материала — всего 32 растения. Но во всяком случае пониженная практическая ценность этого потомства, как мы видели, не является неожиданностью, и его необходимо рассматривать, главным образом, как промежуточный материал для получения следующих, более ценных генераций.

В дальнейшей работе по гибридизации топи-

намбура, повидимому, необходимо обратить внимание на сестринские скрещивания между различными гибридами F_1, которые могут дать более ценный практически материал.

Скрещивания подсолнечника и гибридов F_1 топинамбур × подсолнечник с другими видами *Helianthus*

Мы уже видели выше (табл. 12), что сестринские скрещивания гибридов F_1 между собой дают очень слабое завязывание семян; чтобы проверить, не зависит ли это от мужской стерильности гибридов F_1, они были включены в качестве отцовских растений в скрещивания как с топинамбуром, так и с другими видами *Helianthus*. Оказалось, что при опылении гибридами F_1 таких форм, как *H. mollis* Lam., последний не дает семян, тогда как *H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock. и *H. rigidus* Desf. дали хорошее завязывание, особенно последний вид; топинамбур при таком скрещивании дал очень мало семян, подсолнечник же показал хорошие результаты.



Фиг. 12. — Семена исходных форм и гибридов: а) топинамбур Белый улучшенный; b) подсолнечник бестычинковый c) гибрид F_1 между a и b; d) подсолнечник масличный; e) гибрид F_2 от возвратного скрещивания с подсолнечником (семянка растения, изображенного на фиг. 11-й). Вертикальные черточки справа от семян показывают их натуральную величину

Таким образом, нет оснований говорить о мужской стерильности гибридов топинамбура с подсолнечником, как единственной причине, вызывающей неудачу при опылении тех или иных форм пыльцой гибридов F_1. Равным образом, как показано выше (табл. 12), низкая фертильность гибридов F_1 при опылении некоторыми формами зависит не только от свойств самих гибридов, поскольку в иных комбинациях фертильность их повышается.

От скрещиваний гибридов F_1 с другими формами *Helianthus* получены тройные гибриды, которые поступят в изучение в 1938 г.

Кроме перечисленных скрещиваний, в 1937 г. произведены в небольшом масштабе скрещивания *H. annuus* с упомянутыми выше многолетними видами — *H. rigidus* Desf., *H. mollis* Lam. и двумя другими, не имеющими еще точного ботанического определения. *H. rigidus* является клубненосным видом, прочие три — только корневидными, клубней же они не образуют. *H. rigidus*, по Wagner'y ([14]), имеет гаплоидное число хромосом $n = 51$, как и *H. tuberosus*; *H. mollis* $n = 34$ хромосомы, у остальных видов число хромосом не определено.

Таблица 14

Результаты скрещивания различных форм *Helianthus* (♀) с гибридами F_1 топинамбур × подсолнечник (♂) (Майкопская опытная станция ВИР, 1937 г.)

Показатели скрещиваемости	Материнские формы					Примечание
	белый и красный топинамбур	*H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock.	*H. rigidus* Desf.	*H. mollis* Lam.	*H. annuus* L.	
Число опыленных корзинок	385	55	8	10	148	Отцовской формой во всех случаях были гибриды топинамбур × × подсолнечник
% корзинок, давших семена	5	44	100	0	30	
Среднее число семянок на одну опыленную корзинку	0.04	1.4	3.8	0.0	1.9	

Оказалось, что из этих видов только *H. rigidus* успешно скрещивается с подсолнечником, если он взят в качестве материнского растения, обратное же скрещивание *H. annuus* × *H. rigidus* не дает семян. Результат скрещивания с *H. rigidus* не подтверждает данных Cockerell'я ([11]) по этому вопросу.

Заключение

Отдаленная гибридизация в роде *Helianthus* представляет крупный теоретический и практический интерес. Получение гибридов, в частности естественных, между *H. tuberosus* и *H. annuus* подтверждает мнение Cockerell'я ([11]) и Kostoff'a ([12]) о большом значении гибридизации в формообразовательном процессе в роде *Helianthus* и приводит к предположению о гибридном происхождении некоторых форм, считающихся самостоятельными видами. Далее, возможность свободного сочетания видовых признаков в новых комбинациях, закрепляемых вегетативным размножением, значительно расширяет перспективы селекционной работы в роде *Helianthus* и дает основание рассчитывать на получение целого ряда новых практически ценных форм, совмещающих полезные свойства различных видов, в частности, представляющих всевозможные переходы от топинамбура к подсолнечнику, одновременно иммунных к ржавчине (*Puccinia Helianthi* Schrad.) и устойчивых к заразихе (*Orobanche cumana* Wall). При практической селекционной работе методом отдаленной гибридизации возможно использование гетерозиса в первом гибридном поколении и различных новообразований, возникающих у межвидовых гибридов (например, компактное и мелкосидящее клубневое гнездо, способность клубней к раннему прорастанию и пр.).

Исходя из указанных теоретических оснований, автором за весьма короткий срок, всего в 2—3 года, уже получен ряд гибридов топинамбура с подсолнечником, представляющих высокопродуктивные силосно-кормовые культуры и обладающих другими ценными свойствами.

Но наиболее трудная и наиболее интересная работа, в частности по созданию подлинно многолетнего подсолнечника,— еще впереди. Эта задача может быть разрешена только с применением наиболее действенных методов, которыми располагает современная биологическая наука, метода цитогенетического и теории развития.

Отдаленная гибридизация является вообще наиболее интенсивным, наиболее революционным методом коренной переделки растений человеком. Но на приведенном примере приложения этого метода к роду *Helianthus* особенно ярко проявилась роль вмешательства человека, вооруженного знанием природы, в ее эволюцию. Многие тысячи лет существовали рядом виды *H. tuberosus* и *H. annuus*, дивергировавшие в процессе эволюции, не скрещиваясь между собой по причине разновременного цветения. И стоило человеку изменить развитие растения, на основе знания его биологии, и заставить эти виды цвести одновременно, как появились естественные гибриды между этими видами, притом в большом количестве. Это — факт эволюционного значения, но он возник в результате вмешательства человека в процесс эволюции.

Выводы

Опыты по межвидовой гибридизации в роде *Helianthus* L. производились различными исследователями, но обычно их работы не имели практической целеустремленности. Поэтому, кроме установления скрещиваемости некоторых видов, работы этих исследователей не дали практических результатов.

В работах советских селекционеров 1932—1937 гг. скрещивания между видами рода *Helianthus* L. применяются, как метод практической селекционной работы, для улучшения топинамбура и получения новых форм, совмещающих свойства топинамбура и подсолнечника. С этой целью в гибридизацию вовлечены главным образом два вида: топинамбур—*H. tuberosus* L. и подсолнечник—*H. annuus* L. и в меньшей мере некоторые другие виды.

Наиболее широко селекционная работа с топинамбуром с применением метода отдаленной гибридизации поставлена на Майкопской опытной станции Всесоюзного института растениеводства, где автор проводил опыты, изложенные в настоящей статье. Из форм топинамбура для скрещивания брались культурные его разновидности v. *albus* Cock. и v. *purpureus* Cock., дикая v. *purpurellus* Cock. и некоторые селекционные номера, а из форм подсолнечника — бестычинковый подсолнечник и некоторые сорта масличного и силосного подсолнечника. Все формы топинамбура имеют диплоидное число хромосом $2n = 102$, подсолнечник же $2n = 34$. Во всех описанных скрещиваниях материнской формой был топинамбур, отцовской — подсолнечник. Ввиду почти полной автостерильности топинамбура, а также больших трудностей кастрации и отсутствия надежных способов таковой, скрещивания проводились без предварительной кастрации. Топинамбур в естественных условиях Северного Кавказа цветет на два месяца позже подсолнечника. Чтобы получить одновременное цветение их, применяется фотопериодическое воздействие на топинамбур укороченным днем, что ускоряет цветение топинамбура на один-два месяца и одновременно повышает его фертильность, чрезвычайно низкую в естественных условиях. Основной причиной низкой фертильности топинамбура, по мнению Dontcho Kostoff'a,

является его гибридное происхождение, что весьма вероятно. Во всяком случае низкая фертильность топинамбура вызывает большие затруднения в селекционной работе с ним.

Помимо искусственного скрещивания, применяется также естественное скрещивание топинамбура с подсолнечником путем совместной высадки их на изолированных участках. Этот прием дает хорошие результаты и удешевляет работу.

При скрещиваниях топинамбура с формами различной отдаленности установлено, что труднее всего удаются наиболее близкие скрещивания — между культурными разновидностями топинамбура, успешнее — скрещивания этих разновидностей с дикой v. *purpurellus* Cock. и другими клубненосными видами *Helianthus* L. Наилучшие же результаты получаются при скрещивании наиболее далеких форм топинамбура с подсолнечником.

В течение 1935—1937 гг. автором получено около 600 гибридов F_1 между топинамбуром и подсолнечником. Все они, за весьма малыми исключениями, являются многолетними клубненосными растениями. Первое гибридное поколение представляет большое разнообразие форм. По общему же габитусу надземной части оно может быть разбито на три типа: материнский, отцовский и промежуточный. По многим признакам вегетативной части (высота и толщина стебля, число листьев, густота облиственности и др.), а также по числу соцветий в гибридах F_1 обнаруживается гетерозис, обусловливающий мощность их развития и высокую продуктивность вегетативной массы. Клубни гибридов F_1 отличаются от клубней топинамбура более неправильной формой, крупными размерами и способностью к раннему прорастанию; кроме того, бо́льшая часть гибридов F_1 имеет компактное и мелкосидящее в почве клубневое гнездо. Большинство признаков генеративных органов (размеры соцветий, цветов и семян) наследуются по промежуточному типу, как и длина вегетационного периода.

Почти все гибриды F_1 цветут, многие очень обильно, но фертильность их низка, в общем не превышая фертильности топинамбура. Лишь в двух случаях, когда материнским растением служили семенопродуктивные формы, получены гибриды с относительно высокой фертильностью (до 13 семянок на одну корзинку).

Все гибриды F_1 оказались иммунными к ржавчине подсолнечника (*Puccinia Helianthi* Schrad.).

Число хромосом в нескольких исследованных клонах гибридов F_1 составляет $2n = 68$ или близко к этому, т. е. равно сумме гаплоидных чисел хромосом родителей ($51 + 17 = 68$).

У гибридов F_1 отмечены некоторые изменения типа соматических мутаций (альбинизм, пестролистность, фасциации и пр.), наследственность которых точно еще не проверена.

В испытании на Майкопской станции многие гибриды дали высокие урожаи ботвы (до 300% слишком от наиболее урожайного сорта топинамбура — Белого Киевского) и несколько меньшие — клубней (до 140% от урожая клубней того же сорта), превосходя по продуктивности обоих родителей.

Проведенные в небольшом масштабе испытания гибридов в северных условиях показали возможность получения высоких урожаев зеленой массы (до 75 т в пересчете на га на участке Всесоюзной с.-х. выставки в Москве) при условии применения высокой агротехники.

В отношении химического состава ботвы и клубней гибриды F_1 по всем показателям почти не уступают родительским формам, а в некоторых случаях даже превосходят их, проявляя в этом отношении гетерозис.

В листьях гибридов содержится небольшой процент мезекретного каучука — 0.13—0.43, а вместе со смолами до 3.8% на сухое вещество.

Данные испытаний и химических анализов показывают, что гибриды F_1 топинамбура с подсолнечником представляют новые формы культурных растений, ценные, как высокопродуктивная силосно-кормовая культура, особенно пригодные для северных районов, благодаря способности клубней к раннему прорастанию. Ценность гибридов F_1 повышается компактным и мелкосидящим гнездом, которое делает более полной уборку клубней, что, в свою очередь, снижает засорение поля и выдвигает вопрос о введении гибридов в севооборот.

В более южных районах гибриды могут использоваться, как клубнеплоды, в частности для переработки в спирт. Использование гибридов для добывания каучука может стать экономически целесообразным лишь при условии одновременной переработки богатых углеводами стеблей в спирт.

Недостатками гибридов F_1 являются плохая форма клубней, слишком плотное прикрепление клубней к основанию стебля (вредная компактность), плохая хранимость клубней и низкая семенная продуктивность.

В результате возвратного скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником в 1937 г. получено второе гибридное поколение в количестве 32 растений. Оно характеризуется еще бо́льшим разнообразием форм, чем F_1, и в то же время явным затуханием гетерозиса в развитии вегетативной надземной массы. По признаку «однолетность — многолетность» происходит расщепление приблизительно в отношении 1 : 1. Большая часть многолетних растений образует не клубни, а подземные почки, клубненосные же растения дают очень низкие урожаи клубней. По некоторым признакам вегетативных органов (основание листа) и многим признакам генеративных органов, особенно по размерам соцветий, имеет место значительное приближение к подсолнечнику. Интенсивность цветения сильно возрастает, но фертильность почти не повышается. Иммунитет к ржавчине сохраняется полностью.

Цитологическим исследованием установлено в нескольких растениях F_2 колебание соматического числа хромосом от 40 до 52. Теоретически эти растения должны быть триплоидными формами с 51 хромосомой в соме, чем можно объяснить их низкую фертильность.

В F_2 обнаруживаются многочисленные аномалии общего развития (карлики, фасциация) и отдельных органов. Одно растение из этого поколения оказалось интересным, благодаря крупным размерам, подсолнечниковому габитусу и относительно высокой фертильности (9 крупных семянок на корзинку).

Все же среди второго гибридного поколения пока не имеется форм, представляющих непосредственную практическую ценность, и оно может быть использовано лишь для получения дальнейших генераций.

Возвратные скрещивания гибридов F_1 с подсолнечником дают положительный результат, с топинамбуром же они почти не удаются,

как и сестринские скрещивания между различными гибридами F_1. Взятые в качестве отцовских растений, некоторые гибриды F_1 дают удачу при гибридизации с подсолнечником, *H. tuberosus* v. *purpurellus* Cock. и *H. rigidus* Desf., с топинамбуром скрещивание идет гораздо труднее, с другими же видами, как *H. mollis* Lam., совсем не удается.

В 1937 г. повторены в большом масштабе скрещивания топинамбура с подсолнечником и заново произведены скрещивания подсолнечника с топинамбуром и другими многолетними видами и формами *Helianthus* L. Из других видов удалось скрещивание *H. rigidus* Desf. (♀) с подсолнечником, обратное же скрещивание успеха не имело.

Отдаленная гибридизация в роде *Helianthus* L. представляет большой теоретический и практический интерес. Получение межвидовых гибридов топинамбура с подсолнечником, особенно естественных гибридов, указывает на важную роль гибридизации в формообразовательном процессе в этом роде и иллюстрирует значение вмешательства человека в процесс эволюции. С другой стороны, полученные результаты значительно расширяют перспективы селекционной работы, направленной на получение новых хозяйственно-ценных форм *Helianthus*, благодаря применению метода отдаленной гибридизации.

Майкопская опытная станция.
Всесоюзный институт растениеводства.
Шунтук, Краснодарского края.

Поступило
13. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Давидович С. С., Гибридизация топинамбура, Селекция и семеноводство, № 6, 1936.

[2] Державин А. И., Многолетние сорта сельскохозяйственных растений, Новое в сельском хозяйстве, вып. 4, 1937.

[3] Купцов А. И., Однополый бестычинковый подсолнечник, Соцрастениеводство, № 14, 1935.

[4] Маковецький М., Каріологічне дослідження *Helianthus annuus* L., *Helianthus tuberosus* L. та *Cichorium Intybus* L., Труди с. г. ботаніки, т. II, в. 2, 1929.

[5] Марченко И. И., Проблема культуры многолетнего клубненосного подсолнечника, Селекция и семеноводство, № 8—9, 1937.

[6] Прозина М. Н., Сравнительное кариологическое исследование подсолнечника, Журнал Русского ботанического Общества, т. 9, 1924.

[7] Сацыперов Ф. А., Опыт скрещивания двух форм подсолнечника (*H. annuus* L. × *H. argophyllus* A. Gray), Труды по прикладной ботанике, т. 9, 1916.

[8] Шевченко З. Л., Кариологическое исследование рода *Helianthus*, Селекция и семеноводство, № 9, 1936.

[9] Шкребтиенко Т. С., Отчет о работе Назрановского опорного пункта за 1935 г. Рукопись.

[10] Щибря Н. А., Скрещивание топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) с подсолнечником (*Helianthus annuus* L.), Доклады Академии Наук СССР, т. II (XI), № 5 (91) 1936.

[11] Cockerell T. D. A., Hybrid sunflowers, Americ. Naturalist., vol. 63, № 688, 1929.

[12] Dontcho Kostoff, A contribution to the meiosis of *Helianthus tuberosus* L., Zeitschrift für Züchtung, Pflanzenzüchtung, B. XIX, H. 3, 1934.

[13] Shchibrya N. A., Comptes Rendus Acad. Sci. U. R. S. S., vol. II (XI), № 5 (91), 1936.

[14] Wagner S., Artkreuzungen in der Gattung *Helianthus*, Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, B. LXI, H. 1, 1932.

[15] Wagner S., Ein Beitrag zur Züchtung des Topinambur und zur Kastration bei *Helianthus*, Zeitschrift für Züchtung, R. A.— Pflanzenzüchtung, B. XVII, H. 4, 1932.

[16] Wagner S., Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., Band LXI, Heft 1, 1932.

[17] Watson E. E., Contributions to a monograph of the genus *Helianthus* L., Papers of Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters, v. IX, 1928—1929.

N. A. SHCHIBRYA. INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION IN THE GENUS *HELIANTHUS* L.

SUMMARY

Experiments on interspecific hybridization in the genus *Helianthus* L., which were begun at the Maikop Experiment Station of the Institute of Plant Industry in 1932 and a preliminary communication regarding which has already appeared in the «Comptes Rendus Acad. Sci. URSS» ([13]), were continued at the same station during 1936 and 1937, the scope of the work being considerably enlarged, as may be seen from the following data (table 1).

As mother plants in our crosses we used chiefly white and red varieties of *H. tuberosus* L., but also utilized a number of commercial varieties of Jerusalem artichoke and several new species of *Helianthus*. As pollen parents there were taken, besides the «stamenless» form of sunflower used before, oleiferous and silage forms.

Table 1

Number of Jerusalem artichoke-Sunflower Hybrids at the Maikop Experiment Station

Year	F_1	F_2
1935	15	0
1936	70	2
1937	523	32

The crosses were made by placing sunflower pollen on the stigmas of flowers of the maternal forms, these flowers not having been emasculated but merely bagged. Open pollination was likewise resorted to, the forms to be crossed being planted on plots located at a greater or less distance from one another and pollination achieved by means of insects, primarily bees. In both cases simultaneous flowering of the two forms was achieved by giving the later-flowering Jerusalem artichoke photoperiodic treatment consisting of covering the tops of the plants with heavy, light-impervious paper bags from 5 p. m. to 7 a. m. for a period of 15—20 days.

Data on the F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids grown in 1937 from crosses made in 1936 are given in Table 2. From this data the following conclusions may be drawn.

1. Open pollination of Jerusalem artichokes by sunflowers by means of side-by-side plantings of the forms to be crossed gives excellent results, all of the progeny usually being indubitable hybrids. When the sunflowers are at some distance from the Jerusalem artichokes, the percentage of hybrids is naturally lower.

2. The F_1 progeny, as before, is made up of a very diverse assortment of plants, which as regards general habit may be divided into two main groups: (a) those closer to the artichoke type and (b) those closer to the sunflower type. The ratio of these two groups in different families varies. In addition, there is always a comparatively small group of plants intermediate in type.

3. From all combinations there is obtained a considerable percentage of plants which in vigour of development of their tops exceed the limits set by the parental forms (heterosis). Plants showing less vigorous development than either parent are encountered in far smaller numbers.

Table 2

F$_1$ Jerusalem artichoke-sunflower hybrids from 1936 crosses (Maikop Experiment Station)

Family No	Hybrid combination	How crossed	No. of F$_1$ plants	% sunflower hybrids	Distribution of hybrids according to definite characters (in %): Habit		Development of tops		Tuber formation					
					Jer. artichoke type	Sunflower type	Greater than parental forms	Less than parental forms	Tuberless	With a large yield of tubers (over 3 kg per plant)	With a compact tuber cluster	Flowering	Bearing seed	Susceptible to rust
1	«Blanc amélioré» artichoke × «stamenless» sunflower	Artif. cross.	91	100	79.3	6.6	29.6	6.6	0.0	0.0	76.8	99.0	9.0	0.0
2	«Blanc amélioré» artichoke × silage sunflower	Artif. cross.	13	100	45.5	45.5	36.4	18.2	0.0	0.0	81.8	100.0	9.0	0.0
3	«Blanc amélioré» artichoke × silage sunflower	Open pollination	81	100	27.4	53.5	41.8	11.4	1.2	6.2	80.0	100.0	4.0	0.0
4	«Blanc amélioré» artichoke × oleiferous sunflower	Open pollination	195	90.3	29.8	45.3	46.0	9.2	0.6	7.4	50.3	92.4	12.1	0.0
5	Common red artichoke × oleif. sunflower	Open pollination	68	89.7	34.4	42.6	33.9	17.7	0.0	1.6	66.1	100.0	18.7	0.0
6	Seedling No. 33-1518a × oleif. sunflower	Open pollination	75	13.3	45.5	45.5	36.4	18.2	0.0	0.0	60.0	100.0	70.7	0.0

4. With very few exceptions the F$_1$ hybrids are tuber-bearing; in the case of most combinations all bear tubers. The yield of tubers is exceedingly variable — from 100 grams to 5 kilograms per plant; the occurrence of high yields, even higher than those produced by the Jerusalem artichoke, is fairly frequent in the case of some combinations.

5. In all the combinations more than half of the F$_1$ hybrids have compact tuber clusters.

6. With the exception of occasional plants the F$_1$ hybrids flower, many vary profusely. The percentage of fertile plants, however, is low. It is important to note the marked increase in fertility in family

NOTE: Families Nos. 4, 5, and 6 were obtained from seed collected from Jerusalem artichoke plants grown in isolated plost apart frots sunflowers and pollinated with pollen from commercial sowings of oleiferous sunflowers some distance away. In the case of Family No. 6 the isolated plot was in a forest.

Table 3

Results of intercrosses between F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids and of back-crosses to the parental forms

♂	♀	No. of inflorescences pollinated	% inflorescences producing seed	No. of seeds obtained	Aver. no. of seeds per inflorescence
F_1 hybrid	F_1 hybrid .	417	1.0	15	0.04
Jerusalem artichoke	F_1 hybrid . .	180	2.0	33	0.20
Sunflower	F_1 hybrid . .	565	31.0	708	1.30

No. 6 (Table 2), in which case Seedling No. 33-1518a was taken as the mother plant; in this instance the fertility considerably exceeded that of the Jerusalem artichoke.

7. All F_1 plants without exception proved in 1937 to be resistant to rust (*Puccinia Helianthi* Schrad.) under conditions at the Maikop Experiment Station.

Thus, the F_1 hybrids from crosses made in 1936 between the Jerusalem artichoke and the sunflower, just as the hybrids previously obtained, have proved to be of great practical value, primarily as a silage crop. A few of the hybrids have large tubers fairly regular in shape. Some of the F_1 plants are characterized by increased seed productivity — 6—13 seeds per inflorescence (approximately 5—10% of complete seed productivity, whereas in the Jerusalem artichoke it amounts to only about 1%).

Consequently, a large number of the F_1 hybrids have been selected for further experimentation, and fertile forms are being used for breeding purposes.

In 1936 a few seeds were gathered from some of the 1935 F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids, and in 1937 32 F_2 plants were grown from these seeds. Five of these plants were obtained from seed from crosses between the F_1 hybrids and sunflowers; the other 27 plants from seed from open pollination of F_1 hybrids under conditions such that they might have been self-pollinated or interbred or crossed with either Jerusalem artichokes or sunflowers.

In 1937 these same 1935 hybrids were interbred and also crossed back to both parental forms, giving the following results.

Both the intercrosses and the backcrosses to the Jerusalem artichoke gave very poor results in all respects, while backcrossing the F_1 hybrids to the sunflower proved to be much more successful. This renders the assumption highly probable that all, or almost all, the plants grown in 1937 from seed obtained by open pollination of the F_1 hybrids are the result of these hybrids having been fertilized by sunflower pollen.

We have, therefore, united in a single group all the 32 F_2 plants grown in 1937, and in Table 4 we give some data on a few of their most important characters.

On the basis of the data in Table 4 the following conclusions may be drawn.

1. In the progeny from backcrosses of the F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids to the sunflower there is noted a considerable increase in diversity as regards characters affecting the above-ground parts of the

Table 4

Characters of progeny from the backcross F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids × sunflower

Distribution of plants according to chief characters in %												
Habit				Development of tops			Tuber formation					
Maternal type (Like F_1)	Jerusalem artichoke type	Sunflower type	Unique in type	Luxuriant	Average	Scanty	With tubers	With crown buds	Without either tubers or crown buds	Flowering	Fertile	Susceptible to rust
25	22	12	41	19	37	44	16	31	53	94	9	0

plants, especially general habit, as a result of which there appear a large number of unique forms differing both from the F_1 and from the initial forms, the Jerusalem artichoke and the sunflower.

2. The F_2 plants are less vigorous than the F_1. The number of large plants, exceeding in size the initial forms, is less, and the number of plants showing weak development, including dwarfs, is greater.

3. With respect to the character «perennial-annual» segregation takes place in an approximately 1:1 ratio. Moreover, in addition to the ordinary tuber formation characteristic of the Jerusalem artichoke, a considerable number of the perennial plants are typified by the formation of crown buds, not occurring in the case of the Jerusalem artichoke. Tuber-bearing plants give a very low yield of tubers, not exceeding 100—200 grams per plant.

Thus, Jerusalem artichoke-sunflower hybrids, when crossed back to the sunflower, lose to a considerable degree their perennial character and ability to form tubers.

4. The great majority of the plants in the backcross progeny (Jerusalem artichoke-sunflower hybrids × sunflower) blossom, but their fertility does not exceed that of the F_1.

5. All plants in the backcross progeny, without a single exception, proved to be resistant to rust.

It should be added that some of these F_2 plants show considerable resemblance to the sunflower as regards characters of the inflorescence, which, however, is much larger in size.

The most interesting form among this progeny is one derived from hybrid No. 43-3, an annual distinguished by its entirely sunflower habit (large leaves, thick stem, absence of branches) and its large size. It bore a disk 11 cm. in diameter (not including the ray flowers), from which were obtained 9 large seeds equalling in size those of the sunflower.

The very limited number of plants in our backcross progeny (F_1 Jerusalem artichoke-sunflower hybrids × sunflower) makes it impossiblel to draw conclusions as to the value of this progeny for practica breeding purposes. Such an evaluation will be made in 1938 on the basis of the more extensive material which will be obtained from the 1937 backcrosses.

During 1937 at the Maikop Experiment Station there were repeated on a large scale the crosses between the sunflower and the perennial forms of *Helianthus tuberosus* L., *H. tuberosus* var. *purpurellus* Cock. and *H. macrophyllus* Willd., and the previously obtained data on the crossability of these forms with one another in either direction were confirmed. For crosses with the sunflower there were also taken new perennial forms—the tuber-bearing species, *H. rigidus* Desf., the rhizomic *H. mollis*, and two other rhizomic forms not yet definitely identified by us. Of these four forms only *H. rigidus* Desf. proved to be readily crossable, as a mother plant, with the sunflower; it also crossed well with the Jerusalem artichoke-sunflower hybrids, in both cases 100 per cent of all heads yielding seed.

These facts indicate that further extension of the work on distant hybridization within the genus *Helianthus*, utilizing a greater number of perennial species, should be of great interest.

**Maikop Experiment Station,
Institute of Plant Industry.
Shuntuk. Krasnodar Region,
USSR.**

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

С. А. ЭГИЗ

ПРИМЕНЕНИЕ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ ТАБАКА И ТЮТЮНА (МАХОРКИ)

Тезисы

1. Межвидовая гибридизация в роде *Nicotiana* производится уже на протяжении почти двух столетий (1761 г.).

2. Работы в этой области можно разбить по их характеру на два периода: а) доменделевский (с 1761 г. от Koelreuter до Comes 1899), занимавшийся изучением общих вопросов гибридизации (скрещиваемость видов, сходство гибридов с родительскими видами, их мощность и плодущесть, систематика рода); б) послеменделевский, начавшийся с изучения менделевского расщепления (количественные признаки, окраска цветков) и общих генетических вопросов (апогамия, партенокарпия, феноспермия, гетерозис, стерильность), перешедший к систематическому изучению цитогенетики видов (число хромосом, гомологичность и морфология хромосом, полиплоидия и гаплоидия, происхождение видов и их группировка на основе цитогенетики), их биологии и химического состава и занимающийся в настоящее время вопросами использования видов для курительной и химической промышленности.

3. Вопрос о применении межвидовой гибридизации в селекционных целях может возникать, с одной стороны, вследствие специфических запросов курительной и химической промышленности, а с другой стороны, на основе явлений, открывающихся из разнообразных и многочисленных опытов межвидовой гибридизации.

4. В США, с наиболее мощной курительной промышленностью, и при наибольшем развитии опытов межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana*, не имеется случаев использования ее в селекции табака.

5. В СССР с более разнообразными запросами промышленности в условиях социалистического хозяйства открываются перспективы применения межвидовой гибридизации в селекции табака и махорки для решения следующих вопросов: а) получение устойчивых против поражения некоторыми паразитами форм; б) усиление продуктивности форм в отношении определенных веществ химического состава, как никотина, лимонной кислоты; в) повышение важнейших качественных свойств продуктов: аромата дыма, сладости вкуса; г) приспособление растений к механизированной культуре;

д) улучшение формы и строения органов, составляющих продукт культуры; е) использование межвидовых гибридов для получения урожайных и скороспелых сортов.

6. Применяемые для селекции методы использования межвидовых гибридов можно разделить на следующие:

I. Селекция табака и махорки.

А. В пределах их геномов: а) вовлечение целых геномов других видов; б) вовлечение отдельных хромосом других видов; в) получение возвратных форм с отдельными признаками других видов.

Б. С изменением геномов: а) амфидиплоиды; б) анэвплоиды.

II. Селекция других видов: а) простые гибриды F_1, б) амфидиплоиды.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Н. И. Вавилов. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции 543

Дончо Костов. Современное состояние вопроса о межвидовой гибридизации у растений 565

В. А. Хижняк. Формообразование у пшенично-пырейных гибридов . . . 597

Б. А. Вакар. Цитологическое исследование F_1—F_6 гибридов *Triticum vulgare* Host. × *Agropyrum intermedium* (Host.) P. B. [=*Agr. glaucum* (Desf.) Roem et Schult] 627

А. А. Сапегин. Особенности расщепления межвидовых гибридов между мягкой и твердой пшеницей (*тезисы*) 641

В. Ф. Савицкий. Гибриды свеклы с Мангольдами и проблема синтеза сахарной свеклы 643

А. И. Державин. Результаты работ по выведению многолетних сортов пшеницы и ржи (*тезисы*) 663

М. А. Розанова. Межвидовая гибридизация в пределе родов *Rubus* и *Fragaria* в связи с вопросами формообразования 667

А. Я. Кузьмин. О некоторых результатах межвидовой гибридизации у *Ribes*, *Rubus* и *Fragaria* 681

Г. Д. Карпеченко. Скрещиваемость видов и удвоение хромосомного набора (*тезисы*) 693

Ф. М. Мауер. О происхождении культурных видов хлопчатника. Трехвидовой высокоплодовитый гибрид (*G. barbadense* L. × *G. Thurberi* Tod.) × *G. arboreum* L. 695

С. М. Букасов. Межвидовая гибридизация картофеля 711

Н. А. Щибря. Межвидовая гибридизация в роде *Helianthus* L. 733

С. А. Эгиз. Применение межвидовой гибридизации в селекции табака и тютюна (махорки) (*тезисы*) 771

SOMMAIRE

Page

N. I. Vavilov. Significance of Distant Hybridization in Breeding and Evolution 560

Dontcho Kostoff. Present Status of the Researches upon the Interspecific Hybridization in Plants 595

V. A. Khijnyak. Form-Genesis in Wheat-*Agropurum* hybrids 597

B. A. Vakar. A Cytological Study of F_1 — F_6 *Triticum vulgare* × *Agropyrum intermedium* Hybrids 640

A. A. Sapehin. Peculiarities in Segregation of Interspecific Hybrids between Soft and durum Wheat (*Theses*) 641

V. F. Savitsky. Hybrids of Beet with Mangolds and the Problem of Synthesis of the Sugar Beet 662

A. I. Derhavin. Results of work on Breeding Perennial Varieties of Wheat and Rye (*Theses*) 663

M. A. Rozanova. Hybridization within the Genera *Rubus* and *Fragaria* as related to Problems of Form-Genesis 677

A. J. Kuzmin. Some Results of Interspecific Hybridization in *Ribes, Rubus* and *Fragaria* . . . .

G. D. Karpechenko. Crossability of Species and Doubling of the Chromosome Set (*Theses*) 693

F. M. Mauer. On the Origin of Cultivated Species of Cotton. A Highly Fertile Triple Hybrid (*G. barbadense* L. × *G. Thurberi* Tod.) × *G. Arboreum* L. 708

S. M. Bukasov. Interspecific Hybridization in the Potato 723

N. A. Shchibrya. Interspecific Hybridization in the Genus *Helianthus* L. . . 765

S. A. Egiz. Interspecific hybridization in the Breeding of Tobacco and Makhorka (*Theses*) 771

Технический редактор В. С. Григорьев

Сдано в набор 8/V 1938 г. Подписано к печати 16/VIII 1938 г. Формат 70 × 108 см. $14^1/_2$ печ. л. 51 000 зн. в печ. л. $18^1/_2$ уч.— автор. л.
Уполном. Главлита РСФСР № Б—51331 Тираж 3 250 экз. Заказ 571 АНИ № 853

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., д. 10.

Цена 12 руб.